

SÉRIE A, N° 3821

N° D'ORDRE :
4672

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Jacqueline BOCQUET née VÉDRINE

1^{re} THÈSE. — Monographie de *Chthamalophilus delagei*,
Rhizocéphale parasite de *Chthamalus*
stellatus (Poli).

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 22/9/62 devant la Commission d'examen.

MM. TEISSIER, *Président.*

DRACH
BERGERARD } *Examineurs.*

PARIS

Imprimerie ROBIN & MAREUGE

7, CITÉ DE GÈNES, 7

1961

SÉRIE A, N° 3821

N° D'ORDRE :
4672

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Jacqueline BOCQUET née VÉDRINE

1^{re} THÈSE. — Monographie de *Chthamalophilus delagei*,
Rhizocéphale parasite de *Chthamalus*
stellatus (Poli).

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le

devant la Commission d'examen.

MM. TEISSIER, *Président.*

DRACH /
BERGERARD \ *Examineurs.*

PARIS

Imprimerie ROBIN & MAREUGE

7, CITÉ DE GÈNES, 7

1961



FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

PROFESSEURS

Doyen ZAMANSKY

G. JULIA	T Analyse supérieure et algèbre supérieure.	HOCART	T Minéralogie et cristallographie.
DE BROGLIE	T Théories physiques.	J.P. MATHIEU	T Recherches physiques.
PRENANT	T Anatomie et histologie comparées.	COUTEAUX	T Biologie animale (P.C.B.).
PÉRES	T Mécanique des fluides et applications.	MAY	T Zoologie (Orsay).
BOURCART	T Géographie physique et géologie dynamique.	CHOQUET	T Théorie des fonctions et topologie.
PLANTEFOL	T Botanique.	FELDMANN	T Biologie végétale (P.C.B.).
GRASSE	T Evolution des êtres organisés.	GUINIER	T Physique des solides (Orsay).
PRÉVOST	T Chimie organique.	JOST	T Physiologie comparée.
BOULIGAND	T Analyse appliquée à la géométrie.	FORTET	T Calcul des probabilités.
CHAUDRON	T Chimie appliquée.	SCHWARTZ	T Calcul diff. et intégral.
WYART	T Minéralogie et cristallographie.	CHOUARD	T Physiologie végétale.
TEISSIER	T Zoologie.	MALAVARD	T Aviation (techn. aéronaut.).
MANGENOT	T Biologie vég. (Orsay).	BRELOT	T Calcul différentiel.
AUGER	T Physique quantique et relativité.	NORMANT	T Synthèse organique générale.
MONNIER	T Physiologie des fonctions.	BÉNARD	T Chimie (E.N.S.C.P.).
PIVETEAU	T Paléontologie.	BUVAT	T Botanique (E.N.S.).
ROCARD	T Physique (E.N.S.).	DUGUÉ	T Statistiques mathématiques.
CARTAN	T Mathématiques (E.N.S.).	SOULAIRAC	T Psychophysologie.
LAFFITTE	T Chimie générale.	ULRICH	T Physiologie végétale (E.N.S.).
FAVARD	T Géométrie supérieure.	MARECHAL	T Optique théorique et appl.
COULOMB	T Physique du globe.	KIRRMANN	T Théories chimiques.
M ^{lle} COUSIN	T Biologie.	CHADEFAUD	T Botanique.
CHRÉTIEN	T Chimie minérale.	M ^{lle} LE BRETON	T Physiologie.
DRACH	T Zoologie.	SALEM	T Mathématiques générales.
KASTLER	T Physique (E.N.S.).	LELONG	T Mathématiques générales.
EPHRUSSI	T Génétique.	DEVILLERS	T Anatomie et histologie comparées.
RIVIÈRE	T Géologie (Orsay).	EHRESMANN	T Topologie algébrique.
GAUTHERET	T Biologie (P.C.B.).	FRANCON	T Physique (S.P.C.N.).
LUCAS R.	T Recherches physiques.	GLANGEAUD	T Géographie physique et géologie dynamique.
THOMAS A.	T Biologie cellulaire.	GODEMENT	T Mathématiques (M.P.C.).
ARNULF	T Optique appliquée.	PISOT	T Calcul des probabilités.
MORAND	T Physique enseignement.	ROCH	T Géologie.
SOLEILLET	T Physique (P.C.B.).	SCHATZMAN	T Astrophysique.
FORTIER	T Mécan. expérimentale des fluides.	TERMIER	T Paléontologie stratigraphique.
DANJON	T Astronomie.	ZAMANSKY	T Mathématiques générales.
PETIT	T Biologie maritime.	LENNUIER	T Physique (P.C.B.).
QUENEY	T Météorologie et dynamique atmosphérique.	RIZET	T Génétique (Orsay).
GALLIEN	T Embryologie.	ROUTHIER	T Géologie appliquée.
EICHHORN	T Biologie végétale (P.C.B.).	M ^{me} TONNELAT	T Relativité.
DE CUGNAC	T Biologie végétale (S.P.C.N.).	DIXMIER	T Mathématiques (M.P.C.).
M ^{lle} CAUCHOIST	T Chimie physique.	SOUCHAY	T Chimie (P.C.B.).
THELLIER	T Physique du globe.	AIGRAIN	T Electrotechnique générale.
L'HÉRITIER	T Biologie générale (Orsay).	BRUSSET	T Chimie minérale.
GRIVET	T Radioélectricité (Orsay).	M. LEVY	T Physique théorique des hautes énergies (Orsay).
PONCIN	T Mécanique générale.	M ^{me} CHAIX	T Chimie biologique.
DUBREIL	T Arithmétique et théorie des nombres.	M ^{me} HUREL-PY	T Biologie végétale (P.C.B.).
QUELET	T Chimie organique.	PIAUX	T Chimie (S.P.C.N.).
CAGNIARD	T Géophysique appliquée.	BRUN	T Mécan. expérimentale des fluides.
CHAMPETIER	T Chimie macromoléculaire.	LEDERER	T Chimie biologique.
CUVILLIER	T Micropaléontologie.	M ^{me} DUBREIL	T Mathématiques (Agreg.).
JUNG	T Pétrographie.	M ^{me} LELONG	T Mathématiques (E.N.S.).
TRILLAT	T Microscopie et diffraction électronique.	BELLAIR	T Géologie (S.P.C.N.).
WIEMANN	T Chimie organique et struct.	COTTE	T Physique (M.P.C.).
JACQUINOT	T Spectroscopie (Orsay).	DUBOIS J.E.	T Chimie (M.P.C.).
VASSY	T Physique de l'atmosphère.	LAMOTTE	T Zoologie (E.N.S.).
DESTOUCHES	T Théories physiques.	MICHEL André	T Chimie minérale (Orsay).
PRÉVOST	T Géologie.	OLMER	T Energétique générale.
AMIEL	T Chimie des solides.	ROUAULT	T Physique.
		GAUTHIER	T Mécanique appliquée.
		BARCHEWITZ	T Chimie physique.
		BROSSEL	T Physique atomique.
		BUSER	T Biologie animale (P.C.B.).

CAMUS Biologie végétale (P.C.B.).
 CASTAING T Physique (Orsay).
 CURIEN T Minéralogie et cristallogr.
 MOYSE T Physiologie végét. (Orsay).
 PANNETIER T Chimie (Orsay).
 POSSOMPES T Biologie animale (P.C.B.).
 PULLMANN Chimie théorique.
 TEILLAC T Physique nucléaire et radioactivité.
 TONNELAT Biologie physico-chimique.
 VILLE T Econométrie.
 WILLEMART Chimie (P.C.B.).
 DODE T Chimie (Orsay).
 FREYMANN T Physique (S.P.C.N.).
 GUINOCHET T Biologie vég. (Orsay).
 ROLLET T Chimie (P.C.B.).
 Mlle JOSIEN T Chimie (P.C.B.).
 CHEVALLEY T Géométrie algébrique et théorie
 des groupes.
 ARNOULT T Electronique (Orsay).
 CHAPELLE T Physique (Orsay).
 DELANGE T Mathématiques (Orsay).
 DENY T Mathématiques générales (Orsay).
 GERMAIN T Mécanique théorique des fluides.
 LUCAS G. T Géologie.
 ALLARD T Chimie physique.
 BERTHELOT T Physique fondamentale des hautes
 énergies (Orsay).
 BRICARD T Météorologie.
 M^{me} ALBE- Psychophysiologie.
 FESSARD Physique des solides (Orsay).
 FRIEDEL Chimie organique structurale.
 M. JULIA Biologie animale (SPCN) Orsay.
 LENDER Physico-chimie des rayonnements.
 MAGAT T Electrochimie.
 Mlle QUINTIN T Biochimie cellulaire.
 MONOD T Physiol. animale (Orsay).
 BENOIT T Analyse numérique.
 DE POSSEL T Chimie analytique.
 CHARLOT T Radiochimie.
 HAISSINSKY T Physiol. B.M.P.V. (Orsay).
 LEMEE T Chimie (Orsay).
 GUÉRIN T Chimie (P.C.B.).
 CHATELET M.

JEAN Physique (Orsay).
 MATTLER T Physique (Orsay).
 MICHEL Louis Physique théor. (Orsay).
 RUMPF Chimie (P.C.B.).
 BERGERARD Biol. anim. (SPCN) (Orsay).
 BERTIN Electronique (Orsay).
 BOUSSIÈRES Chimie des radioéléments (Orsay).
 M^{me} COUTURE Thermodynamique et mécanique
 physique.
 ELLENBERGER Géologie appliquée.
 FRANC Biologie animale (P.C.B.).
 SCHNELL Botanique tropicale (Orsay).
 STOLKOWSKI Biologie animale (P.C.B.).
 ACHER Chimie biologique (Orsay).
 BAUDOUIN Biologie.
 BEAUMONT Biologie animale.
 BLAMONT Géophysique ionosphère.
 BOURREAU Biologie végétale (SPCN) Orsay.
 CURIE D. Physique (M.G.P.).
 DURAND- Géologie.
 DELGA Chimie organique (Orsay).
 FRÉON Physiologie végétale.
 HELLER Calcul des probabilités.
 TORTRAT Géologie (S.P.C.N.).
 CAILLEUX T Physique (P.C.B.).
 MAGNAN Mécanique ondulatoire appliquée
 à la chimie théorique et à la
 physique nucléaire.
 DAUDEL Mlle FOURCROY Biologie végétale (S.P.C.N.).
 BARRAUD Physiologie cellulaire.
 NOIROT Evolution des êtres organisés.
 M^{me} FOURES- T Mécan. analytique et mécanique
 céleste.
 BRUHAT Physiologie générale.
 Mlle VEIL T Microbiologie.
 LWOFF T Mécanique physique et expérimen-
 tale.
 SIESTRUNCK T Métallurgie (Orsay).
 LACOMBE T Physique P.C.B. (Orsay).
 BROCHARD T Mécanique générale.
 CABANNES T Mathématiques M.P.C. (Orsay).
 LESIEUR T Mécanique générale (Orsay).
 MAZET

Secrétaire Général R. POULLAIN

MONOGRAPHIE DE *CHTHAMALOPHILUS DELAGEI*
J. BOCQUET-VÉDRINE,
RHIZOCÉPHALE PARASITE
DE *CHTHAMALUS STELLATUS* (POLI).

par

Jacqueline Bocquet-Védrine

Station Biologique de Roscoff et Faculté des Sciences de Caen.

AVANT-PROPOS

C'est à M. le Professeur Drach, qui a assuré la direction de ce travail, que je tiens à exprimer tout d'abord mes remerciements. La confiance dont il a bien voulu m'honorer dès le début de mes recherches, l'aimable autorité avec laquelle il les a ensuite guidées, les encouragements qu'il a bien voulu me prodiguer m'ont apporté, à tous moments, une aide précieuse.

Il m'est également très agréable d'assurer M. le Professeur Teissier de ma profonde gratitude pour la bienveillance avec laquelle il a suivi les progrès de mon travail, pour les séjours nombreux et prolongés qu'il m'a permis de faire à la Station Biologique de Roscoff, et pour avoir accepté de publier ce Mémoire dans les Cahiers de Biologie Marine.

Je prie M. le le Professeur Fage, Membre de l'Institut, de trouver ici l'expression de ma respectueuse reconnaissance pour l'intérêt qu'il a porté à mes recherches et les conseils dont il a bien voulu me faire bénéficier.

Que M. le Professeur Boschma veuille bien agréer l'expression de ma profonde gratitude, pour l'aide précieuse qu'il m'a apportée en mettant à ma disposition le capital inappréciable de son expérience et de sa connaissance du groupe des Rhizocéphales.

J'adresse mes remerciements à M. Delamare-Deboutteville, qui a accepté la charge de me parrainer auprès du Centre National de la Recherche Scientifique.

Je voudrais également dire à Mlle Tuzet combien je lui suis reconnaissante de la gentillesse avec laquelle elle m'a fait bénéficier

de son expérience cytologique, et à mes amis, S. Sanchez, R. Lavallard et F. Bénard, combien je leur sais gré de m'avoir aidée de leurs conseils techniques.

Je tiens à rendre hommage au personnel de la Station Biologique de Roscoff, pour l'inlassable dévouement dont il ne cesse jamais de faire preuve.

Qu'il me soit enfin permis de remercier mon mari de m'avoir enseigné les notions de dessin indispensables à l'illustration de ce travail.

SOMMAIRE

	PAGES
INTRODUCTION	459

PREMIÈRE PARTIE

Organisation du *Chthamalophilus delagei* adulte

CHAPITRE I. — MORPHOLOGIE DU <i>CHTHAMALOPHILUS DELAGEI</i> ADULTE	465
--	-----

CHAPITRE II. — ANATOMIE TOPOGRAPHIQUE DU <i>CHTHAMALOPHILUS DELAGEI</i> ADULTE	469
--	-----

A) - Schéma de l'organisation du <i>Chthamalophilus</i> adulte ..	470
1) Masse infère (p. 470). - 2) Pédicule (p. 471). - 3) Sac extérieur (p. 471).	
B) - Plan de symétrie du parasite, orientation par rapport à l'hôte	473

CHAPITRE III. — ANATOMIE MICROSCOPIQUE DU <i>CHTHAMALOPHILUS DELAGEI</i> ADULTE	476
---	-----

III. 1 - ANATOMIE MICROSCOPIQUE DE LA MASSE INFÈRE, DU PÉDICULE ET DES FORMATIONS SOMATIQUES DU SAC EXTÉRIEUR CHEZ LE <i>CHTHAMALOPHILUS DELAGEI</i> ADULTE	477
---	-----

A) - Région infère	477
1) Le revêtement tégumentaire de la masse infère (p. 477). - 2) Les tissus de la masse infère (p. 478).	
B) - Pédicule	481
1) Le revêtement cuticulaire (p. 481). - 2) Structure histologique (p. 484).	
C) - Formations somatiques du sac extérieur	485
1) Paroi du sac extérieur (p. 485). - 2) Système nerveux (p. 490).	

III. 2 - ANATOMIE MICROSCOPIQUE DES ORGANES REPRODUCTEURS DE <i>CHTHAMALOPHILUS DELAGEI</i>	
---	--

A) - Ovaire	493
1) Catégories cellulaires de l'ovaire (p. 493). - 2) Cycle évolutif de l'ovaire (p. 495).	
B) - Testicule	499
1) Formation, structure et évolution du testicule chez les individus juvéniles (p. 502). - 2) Le testicule chez l'adulte et l'évolution de la lignée spermatogénétique au cours d'un cycle reproducteur (p. 504). - 3) La pérennité du testicule et les preuves de l'autofécondation - La libération des spermatozoïdes (p. 511). - 4) Comparaison avec les autres Rhizocéphales et conclusion (p. 514).	

DEUXIÈME PARTIE

Cycle de développement de *Chthamalophilus delagei*

CHAPITRE IV. — EMBRYOLOGIE DESCRIPTIVE DE <i>CHTHAMALOPHILUS DELAGEI</i> . LA CYPRIS ET SON ÉVOLUTION	519
---	-----

A) - Maturation et fécondation de l'ovocyte	519
---	-----

	PAGES
B) - Embryologie de <i>Chthamalophilus delagei</i>	521
1) La segmentation et la gastrulation (p. 522). - 2) Organogenèse larvaire : réalisation de la larve cypris (p. 529). - 3) La cypris (p. 532). - 4) Modifications de la cypris préluant au stade parasitaire (p. 535).	
CHAPITRE V. — FORMATION, DÉVELOPPEMENT ET EXTRUSION DU NUCLÉUS	539
A) - Réalisation du <i>Chthamalophilus</i> infère ; formation du nucléus	539
B) - Développement du nucléus	543
C) - Croissance et orientation du nucléus	545
D) - Extrusion du nucléus	546
E) - Absence de cavité périsonmatique	547
CHAPITRE VI. — PASSAGE DE L'ÉTAT JUVÉNILE A L'ÉTAT ADULTE	548
A) - Le sac extérieur du <i>Chthamalophilus</i> juste après son extrusion	548
B) - Acquisition de la structure définitive du sac extérieur de <i>Chthamalophilus</i>	549
1) Migration de l'ovaire (p. 550). - 2) Développement de la cavité incubatrice (p. 550). - 3) Formation et percée du canal mésentérique (p. 551). - 4) Formation du testicule (p. 551). - 5) Individualisation du ganglion nerveux (p. 551).	
CHAPITRE VII. — VARIABILITÉ DU DÉVELOPPEMENT ET FORMES TÉRATOLOGIQUES DE <i>CHTHAMALOPHILUS DELAGEI</i>	553

TROISIÈME PARTIE

Biologie de *Chthamalophilus delagei*

CHAPITRE VIII. — CROISSANCE ET MUE DE <i>CHTHAMALOPHILUS DELAGEI</i>	558
A) - Croissance et mue du sac extérieur	558
B) - Croissance pédiculaire	562
1) Croissance du pédicule <i>sensu stricto</i> (p. 562). - 2) Croissance de la région basale du pédicule (p. 564).	
C) - Croissance de la région infère	565
CHAPITRE IX. — REMARQUES BIOLOGIQUES SUR <i>CHTHAMALOPHILUS DELAGEI</i>	566
A) - Rapports du parasite et de l'hôte	566
1) Localisation du parasite sur l'hôte (p. 566). - 2) Effets du parasite sur l'hôte (p. 567). - 3) Expulsion des parasites morts (p. 570). - 4) Spécificité parasitaire du <i>Chthamalophilus</i> (p. 571).	
B) - Répartition du <i>Chthamalophilus</i> ; infestation multiple. .	571
1) Répartition géographique (p. 571). - 2) Facteurs intervenant dans la répartition du parasite (p. 572). - 3) Parasitisme multiple et réinfestation (p. 573).	
CONCLUSION	577
RÉSUMÉS	584
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	590

INTRODUCTION

Les Crustacés parasites ont suscité, depuis plus d'un siècle, un intérêt constant et souvent passionné de la part des biologistes. Ils ont occupé une place de choix dans les travaux de nombre d'entre eux : à chaque époque, des chercheurs, quelle que soit la diversité de leurs centres d'intérêt individuels et des problèmes qu'ont fait naître peu à peu les connaissances préalablement acquises, ont trouvé dans leur étude à la fois une source intarissable d'étonnement et des champs d'investigation d'une grande richesse.

Les Rhizocéphales, dont le nom suffit à évoquer les temps héroïques de la Zoologie, comptent parmi les plus remarquables de ces parasites et n'ont cessé de jouir d'une faveur toute particulière auprès des naturalistes. Les errements des premiers auteurs, depuis Cavolini (1787), rappelés par Delage (1884), puis par Smith (1906), témoignent assez des difficultés qu'offraient leur interprétation et l'établissement de leur cycle. Mais, en 1884, Yves Delage, dans une des études biologiques les plus neuves, les plus méticuleuses et les plus complètes qui aient jamais été réalisées, publiait son « Evolution de la Sacculine », qui, par la qualité et la précision des observations relatées, demeure le document princeps de nos connaissances actuelles sur les Rhizocéphales.

Dans ce mémoire magistral, Delage établissait notamment que la Sacculine passe par un stade d'endoparasitisme complet (Sacculine interne) et que la fixation de la cypris et la pénétration de la larve kentrogone se font à la base d'une soie, n'importe où, à l'exception de la surface ventrale de l'abdomen, sur le crabe hôte, c'est-à-dire en un point totalement indépendant du lieu de sortie de la Sacculine externe.

Ces faits, que n'avaient prévus aucun des devanciers ni aucun des contemporains de Delage, sont depuis longtemps devenus classiques. Ils ont été pleinement confirmés par Smith dans sa belle monographie des Rhizocéphales du Golfe de Naples (1906) et par tous les auteurs plus récents. Quant à la célèbre et violente controverse qui s'engagea entre Giard et Delage (1886-1891), Giard niant que la Sacculine soit jamais réellement interne et soutenant, sans argument objectif, que la cypris se fixe à l'emplacement même où se développe la Sacculine, elle témoigne de l'aveuglement auquel peut conduire la fanatique passion d'avoir raison.

Le travail de Delage exerça une impression si profonde sur les Zoologistes que ses conclusions relatives aux Sacculinidae, étendues par Smith aux Peltogasteridae, furent très vite intégrées dans la définition même du sous-ordre entier des Rhizocéphales ; cette généralisation un peu hâtive eût sans doute été désavouée par Delage lui-même, puisqu'il écrivait (1884, p. 420), à propos d'un autre problème il est vrai, « qu'on ne saurait être trop circonspect dans la généralisation ».

En fait, la découverte ou l'étude de genres malheureusement rares de Rhizocéphales ou du moins proches parents de Rhizocéphales devait montrer, au cours des soixante dernières années, que l'homogénéité de ce sous-ordre était beaucoup moins grande qu'on aurait pu l'espérer : *Thompsonia*

Kossmann, 1872, étudié par Häfele (1911-1912), puis par Potts (1914-1915), *Thylacoplethus* Coutière, 1902, décrit sommairement et mis aujourd'hui en synonymie avec *Thompsonia*, *Mycetomorpha* Potts, 1905, *Duplorbis* Smith, 1906, parasite d'un Isopode (généralement classé en *incertae sedis* au voisinage des Rhizocéphales, mais qui est presque sûrement un représentant authentique de ce groupe) soulevaient des problèmes très difficiles touchant leur interprétation anatomique et biologique. Dès 1911, Häfele introduisait dans son mémoire sur *Thompsonia* l'idée que le cycle de ce genre ne devait pas être obligatoirement considéré comme identique à celui de la Sacculine ; bien que l'hypothèse de Häfele d'un développement *in situ* de *Thompsonia* n'ait pas été étayée par des observations suffisantes, une prise de position explicite contre une généralisation trop extensive du cycle de la Sacculine devait être exprimée par Guérin-Ganivet dans un mémoire consacré à la Systématique des Rhizocéphales (1911). Mais, depuis cinquante ans que ces réserves ont été formulées, aucune démonstration formelle de l'existence d'un cycle de Rhizocéphale ne comportant ni larve kentrogone, ni stade endoparasite, ni divergence entre le point de fixation larvaire et le point de développement du Crustacé mûr, n'a été apportée.

Il faut cependant remarquer que dans la querelle entre Giard et Delage, la position de Giard n'est devenue absurde que dans la mesure où il s'est obstiné à méconnaître des faits que la logique pure ne lui avait pas permis de prévoir. Mais, comme l'écrit Delage (pp. 419 et 558), « la nature s'observe, elle ne se devine pas ».

C'est au cours de l'examen d'un échantillon de population de *Chthamalus stellatus* (Poli) prélevé à l'occasion d'un travail écologique, sur la face Nord de l'Ile Verte, en face du laboratoire de Roscoff, que j'eus la chance d'observer, pour la première fois au cours de l'été 1955, le nouveau Rhizocéphale, complètement ectoparasite, qui fait l'objet de ce mémoire et que j'ai décrit sommairement, en 1957, sous le nom de *Chthamalophilus delagei* n.g., n.sp.

Je n'ai pu déterminer immédiatement les affinités zoologiques de ce parasite : le fait que son hôte soit un Cirripède, l'absence de racines, l'état immature des larves chez tous les premiers individus récoltés, la simplification extrême de l'organisme m'en ont empêchée. C'est seulement l'année suivante, lors d'un autre séjour à la Station Biologique de Roscoff, que de nouvelles recherches m'ont permis de trouver, près de la pointe de Blosson, une population de Chthamales particulièrement riche en parasites et, dans la cavité incubatrice de certains d'entre eux, des cypris incontestables.

J'ai abordé l'étude du *Chthamalophilus* sans idée préconçue, et ce n'est qu'après des observations minutieuses et répétées, pratiquées aux stades de développement les plus variés, que j'ai acquis la conviction que *Chthamalophilus* était un parasite complètement externe, malgré les apparences. Le soin et le temps que j'ai mis à établir ce fait essentiel tiennent autant à l'admiration que m'inspire le travail de Delage qu'à l'importance du problème soulevé.

Le nom générique *Chthamalophilus* rappelle l'inféodation du parasite au Chthamale ; en choisissant *delagei* comme un nom spécifique, j'ai tenu à rendre hommage à celui dont l'œuvre m'apparaît de plus en plus comme un inégalable modèle.

Aucun indice ne permet *a priori* de distinguer des autres les Chthamales infestés. C'est sans doute ce qui explique que le *Chthama-*

lophilus, dissimulé dans la chambre incubatrice de son hôte, ait échappé si longtemps à la perspicacité des chercheurs. Cette disposition entraîne d'ailleurs un inconvénient grave : il faut sacrifier l'hôte pour découvrir le parasite. Toute tentative d'élevage est dès lors vouée à l'échec.

La petite taille du parasite ne permet, d'autre part, qu'une dissection sommaire qui renseigne tout au plus sur son stade de développement. Dans ces conditions, seule était applicable la technique des coupes sériées.

Il pourra paraître assez vain de prétendre reconstituer la biologie d'une espèce à partir d'états statiques. Mais on peut imaginer que, si ces états sont suffisamment nombreux et suffisamment voisins les uns des autres pour former, une fois classés, une chaîne continue, l'ensemble finira par constituer une sorte de film qui autorisera les déductions biologiques d'une manière tout aussi légitime qu'aurait pu le faire la succession des observations réalisées sur le vivant au cours d'un élevage.

Cette méthode n'est évidemment applicable que dans la mesure où le matériel étudié est suffisamment riche. *Chthamalophilus*, fort heureusement, n'est pas un parasite rare ; c'est même, sans doute, étant donné le taux du parasitisme et la densité des populations de Chthamales, le plus abondant des Rhizocéphales de la région de Roscoff. Plus d'un millier de parasites ont été examinés à l'occasion du présent travail.

Quant à la classification des stades observés, elle n'a posé de problèmes difficiles que pour l'établissement des cycles ovogénétique et spermatogénétique ; cependant, le déroulement de ces cycles a pu être assez facilement mis en relation avec les différentes étapes du développement embryologique qui se succèdent dans la cavité incubatrice du parasite et fournissent des points de repère précis, permettant une sériation rigoureuse des états successifs.

Le plan que j'ai adopté dans cette monographie de *Chthamalophilus delagei* est conforme, dans son esprit, à celui qu'avait suivi Delage.

Dans une première partie, je décrirai le *Chthamalophilus* adulte. Une seconde partie sera consacrée à l'étude du développement du parasite depuis le stade œuf ; j'envisagerai successivement l'embryologie jusqu'à la libération de la cypris, la fixation de cette larve, la différenciation du nucléus, son extrusion et les modifications qui marquent le passage de l'état juvénile à l'état adulte. Je traiterai dans une troisième partie des problèmes biologiques relatifs à l'espèce, c'est-à-dire de la croissance et de la mue, des rapports avec l'hôte, de la localisation géographique, de la fréquence et du parasitisme multiple. Je réserverai le chapitre de conclusion à la discussion systématique qu'impose la découverte de *Chthamalophilus* : j'y propose une modification, devenue inéluctable, de la définition et de la classification des Rhizocéphales. Cette analyse fait apparaître les nombreuses lacunes qui entachent encore nos connaissances sur beaucoup d'espèces de ce groupe.

PREMIÈRE PARTIE

Organisation du *Chthamalophilus delagei* adulte

L'hôte unique de *Chthamalophilus delagei* est un Cirripède Operculé, le Chthamalidae *Chthamalus stellatus* (Poli).

La structure particulière des Operculés offre au parasite des conditions de fixation bien différentes de celles que rencontrent les Rhizocéphales classiques, parasites de Crustacés Décapodes. En effet, les pièces calcaires de la muraille, sécrétées par le manteau et formées de lames apposées les unes sur les autres au cours d'intermues successives, entourent le Chthamale d'un revêtement solide persistant, inattaquable par une larve ; les plaques operculaires, à l'opposé de la base de fixation, subsistent également lors des mues du Cirripède et contribuent à parfaire sa protection. La fente qui résulte de l'entrebâillement des deux volets de l'opercule et permet la sortie rythmique des cirres constitue donc la seule voie de pénétration possible vers la chambre incubatrice entourant la masse viscérale de l'hôte ; cette masse viscérale, revêtue d'une cuticule assez mince et soumise à des exuviations périodiques, est seule suffisamment vulnérable pour permettre à une cypris de s'y fixer.

Le *Chthamalophilus* trouve, dans la chambre incubatrice d'un Chthamale, l'espace nécessaire à son développement ; le parasite serait d'ailleurs totalement incapable de déformer le squelette dur et permanent de son hôte, que peuvent seulement modeler, au cours de la croissance, les fortes pressions externes réciproques qui, en raison de la densité des populations de Chthamales, s'exercent entre individus contigus.

Il en résulte qu'aucun repère extérieur ne permet de savoir si un Chthamale en place est ou non porteur d'un parasite et que la récolte des *Chthamalophilus* repose sur une probabilité d'infestation.

Pratiquement, tout échantillon de quelques centaines de Chthamales, prélevé dans une population parasitée, permet de recueillir quelques exemplaires de *Chthamalophilus*. Il suffit, pour déceler les parasites,

de détacher avec précaution les Chthamales de leur support, en insinuant un scalpel sous leur muraille, et d'ouvrir sous la loupe binoculaire chaque chambre incubatrice en déchirant la base membraneuse qui est normalement appliquée contre le substrat ; le tissu assez fragile qui constitue le manteau est, très généralement, entraîné localement avec la base, ce qui laisse apparaître la masse viscérale de l'hôte et le parasite (ou les parasites) qu'elle porte éventuellement.

Il est donc assez facile d'obtenir une collection de *Chthamalophilus* à tous les stades de leur développement. Cependant, je me limiterai, dans la première partie de cette monographie, à la description du parasite adulte, et étudierai successivement la morphologie, la disposition générale des organes et l'anatomie microscopique de ces organes chez le *Chthamalophilus* en cours de reproduction et ayant réalisé son organisation définitive.

CHAPITRE PREMIER

Morphologie du *Chthamalophilus delagei* adulte

La partie apparente d'un *Chthamalophilus* adulte (fig. 1) se présente sous l'aspect d'une masse sub-sphérique, légèrement oblongue, d'un blanc opalescent, dont le grand axe mesure, le plus fréquemment, de 1 à 1,2 mm de longueur et n'atteint que rarement, chez des individus particulièrement gros, 1,5 mm. Ces dimensions font de *Chthamalophilus* l'un des plus petits, sinon le plus petit, des Rhizocéphales connus : seule une forme du genre *Thompsonia* Kossmann semble caractérisée par une taille aussi réduite, mais il n'est pas certain que les chiffres signalés par les auteurs correspondent à des spécimens ayant achevé leur croissance.

Cette masse extérieure est délimitée par une ou, plus souvent, par deux couches cuticulaires transparentes, qui lui confèrent une légère réfringence ; la couche cuticulaire unique ou la plus interne des deux couches cuticulaires simultanément présentes est très étroitement appliquée contre l'épithélium du parasite ; la couche cuticulaire externe, lorsqu'elle existe, est largement détachée de la cuticule « proximale », évidemment plus récente.

En règle presque absolue, la partie extérieure du *Chthamalophilus* est dépourvue de toute pigmentation. Une fois seulement, sur le meilleur de parasites examinés, j'ai rencontré un exemplaire montrant une calotte légèrement teintée en brun violacé, au pôle orienté vers la région antérieure de l'hôte.

Ce pigment exceptionnel pour *Chthamalophilus* était vraisemblablement de même nature que celui qui colore normalement, avec toutefois beaucoup plus d'intensité, les pièces buccales et les deux premières paires de cirres des Chthamales. Il est donc probable que les pigments du Chthamale peuvent être absorbés, au moins dans certains cas, par le *Chthamalophilus* ; la réalité de telles absorptions de pigments de l'hôte par le Rhizocéphale qui le parasite a d'ailleurs été démontrée pour *Sacculina carcini* Thompson (Lenel, 1954).

Cette région sub-sphérique, immédiatement visible, ne représente que le sac extérieur du *Chthamalophilus* ; elle apparaît comme fixée par un pédicule sur le corps de l'hôte, latéralement, indifféremment à droite ou à gauche. Je reviendrai ultérieurement (p. 566) sur les posi-

tions précises et d'ailleurs assez diverses que peut occuper le parasite sur le Chthamale.

Le pédicule est de longueur variable, mais il est en général court, et n'atteint un millimètre que chez les très vieux parasites. Il est revêtu d'un manchon tégumentaire finement annelé, de couleur jaune brunâtre, qui est soudé au tégument de l'hôte, le plus fréquemment un peu en arrière de l'un ou l'autre des deux premiers cirres ; on peut établir l'existence de cette soudure en exerçant de petites tractions

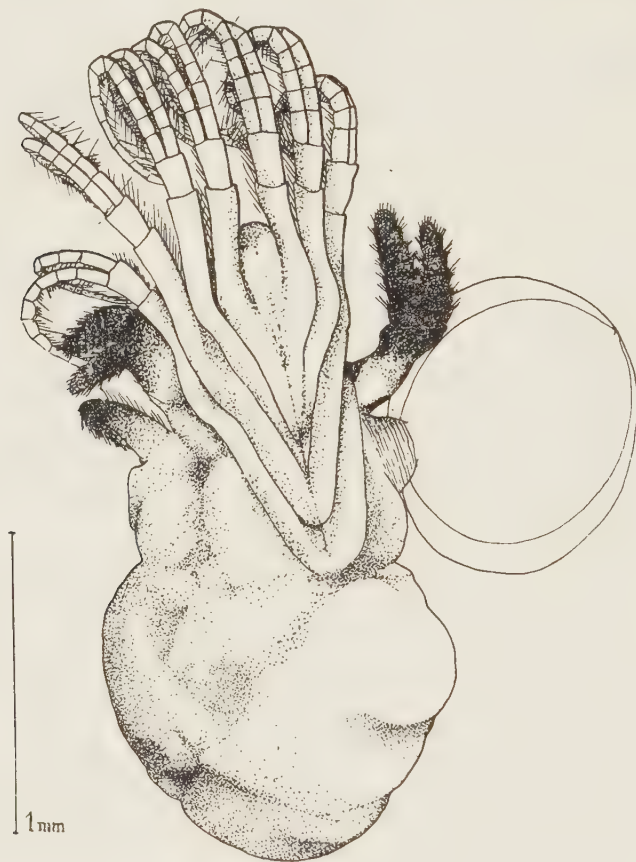


FIG. 1

Chthamalophilus delagei adulte, en place sur son hôte *Chthamalus stellatus* (Poli).
Le Chthamale a été dégagé de son manteau.

sur le pédicule à l'aide d'une pince fine. L'axe pédiculaire est toujours perpendiculaire au plan tangent au corps de l'hôte, au point d'attache du pédicule.

Ce pédicule établit en fait la liaison entre le sac extérieur du parasite et une seconde masse, complétant le corps du *Chthamalophilus*, incluse dans le Chthamale et, par là, semblant à première vue interne. Cette région est toujours bien visible, sur le vivant, par transparence au travers des tissus d'un Chthamale parasité ; elle apparaît, à l'ob-

servation sous la loupe binoculaire, comme une intumescence d'aspect très homogène et de teinte légèrement grisâtre. Il suffit de découper avec beaucoup de précautions les téguments de l'hôte, autour du point d'attache pédiculaire, et de procéder ensuite à une dissection à peine

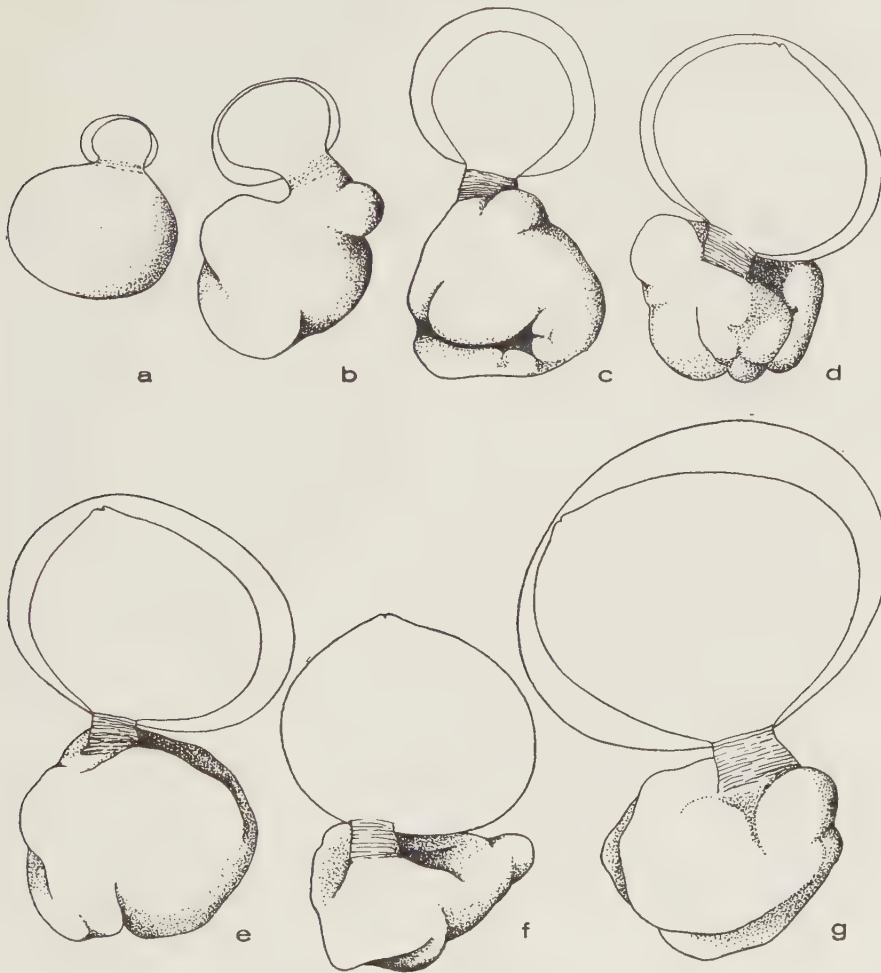


FIG. 2

Chthamalophilus delagei à divers stades de croissance du sac extérieur, entièrement dégagés de leurs hôtes.

Pour chaque dessin, la masse infère, ombrée, est orientée vers le bas. Seul, l'individu représenté par le dessin (f) possède un revêtement cuticulaire simple de son sac supère ; les autres montrent une double couche cuticulaire autour de leur masse extérieure.

Le sac supère du parasite (a) mesure 0,3 mm dans sa plus grande longueur (d'un bord à l'autre de sa couche cuticulaire la plus externe) ; celui du parasite (g) atteint 1,5 mm.

délicate pour dégager la partie du parasite ainsi ancrée dans l'hôte (fig. 2) : son volume est tantôt plus important, tantôt plus faible que celui du sac extérieur, en fonction du développement même de celui-ci ; sa forme est, dans l'ensemble, globuleuse, mais mal définie, des sillons

assez peu profonds et variables d'un individu à l'autre en position, en nombre et en importance la subdivisent incomplètement en larges lobulations ; elle est non pigmentée, d'un blanc grisâtre uniforme et enveloppée d'un tégument mince, souple, toujours unique, nettement moins réfringent que celui du sac extérieur.

J'établirai plus loin (p. 477) que cette région du parasite, située au-dessous de la surface tégumentaire du *Chthamale*, demeure, malgré les apparences, externe par rapport à l'hôte ; les qualificatifs « interne » et « externe », utilisés classiquement dans la description des Rhizocéphales antérieurement étudiés, ne sauraient donc être appliqués au cas de *Chthamalophilus*, qui est un parasite entièrement externe ; anticipant sur la démonstration de ce fait essentiel, je désignerai dès maintenant sous le nom de masse infère et de masse supère les deux régions du *Chthamalophilus* situées respectivement au-dessous et au-dessus du plan défini par l'épithélium de l'hôte. Les dissections et les observations les plus poussées ne permettent de déceler aucune ramification qui, partant des lobes de la masse infère pour gagner des régions plus internes de l'hôte, rappelle morphologiquement les racines des autres Rhizocéphales.

En résumé, le *Chthamalophilus* peut être très schématiquement comparé à une sorte d'haltère, les deux masses volumineuses, l'une infère (ancrée dans le corps du *Chthamale*), l'autre supère (sac extérieur se développant dans la chambre incubatrice de l'hôte) qui le constituent étant reliées l'une à l'autre par un pédicule grêle et relativement court.

Un examen attentif de la région supère du parasite adulte, aux forts grossissements de la loupe binoculaire, fournit une information complémentaire d'une grande importance : une petite saillie, toujours située en position opposée au pédicule, mais un peu décalée vers l'un des pôles du parasite par rapport à l'axe pédiculaire, vient altérer la régularité, par ailleurs parfaite, de la surface du sac extérieur. Dans le cas, permettant les meilleures observations, où le revêtement cuticulaire est simple, on peut voir le tégument s'invaginer au niveau de ce promontoire, qui résulte de l'affrontement de deux lèvres ourlant une fente cloacale (1) étroite et légèrement arquée ; cette saillie cloacale marque d'ailleurs l'une des extrémités d'une plage repérable dans la masse viscérale grâce à sa nuance d'un blanc particulièrement opaque, allongée, à l'opposé du pédicule, parallèlement au grand axe de la masse supère, et qui correspond à la trace du canal mésentérique. Lorsque le revêtement cuticulaire du sac extérieur est double, il devient très difficile d'observer l'orifice cloacal, malgré la transparence de la cuticule la plus externe, pourtant largement décollée, même au niveau de cet orifice cloacal, du tégument « proximal ».

L'observation directe permet enfin de distinguer, chez les individus en cours d'incubation, la ponte qui occupe leur cavité incubatrice, sans permettre cependant, dans la plupart des cas, une appréciation suffisamment précise du stade de développement des œufs. De lentes pulsations, brassant parfois les embryons, constituent les seules manifestations d'activité musculaire des *Chthamalophilus*.

(1) Le terme « cloaque » est manifestement impropre dans le cas d'organismes dépourvus de tube digestif et de voies urinaires, mais il est utilisé classiquement dans les descriptions de Rhizocéphales.

CHAPITRE II

Anatomie topographique du *Chthamalophilus delagei* adulte

Sur les trois régions que comprend le corps d'un *Chthamalophilus* adulte, masse infère, pédicule, sac extérieur, seule la troisième montre une organisation que la dissection et surtout l'emploi des méthodes histologiques permettent d'analyser.

La dissection peut fournir, malgré la petite taille de *Chthamalophilus*, un premier aperçu de cette organisation. Elle n'est guère réalisable sur le parasite vivant, dont les tissus sont à la fois trop mous et trop élastiques, mais des résultats convenables peuvent être obtenus sur matériel fixé (notamment au Bouin aqueux ou au Bouin alcoolique).

En sectionnant, suivant un plan approximativement perpendiculaire à l'axe du pédicule, le sac extérieur dans sa région basale, près de son point d'attache sur le pédicule, on libère un flot d'embryons ou de larves qui emplissaient la cavité incubatrice. Il suffit alors d'inciser, suivant plusieurs méridiens, la paroi du sac ainsi vidé et de l'étaler sur une lame, dans un peu d'eau, pour bien mettre en évidence un ovaire volumineux, masse sphérique ou très légèrement oblongue demeurant attachée par un mésentère à cette paroi, sur la face opposée au pédicule. Il est encore possible de détacher l'ovaire en déchirant peu à peu, à l'aide d'aiguilles fines, le tissu conjonctif qui le relie à la paroi : si l'opération est réalisée avec suffisamment de minutie, elle laisse en place le canal mésentérique qui aboutit à l'orifice cloacal, et fournit des informations précieuses sur la forme de ce canal à son débouché dans la cavité incubatrice. Signalons enfin que, mêlés aux embryons libérés par la dissection et baignant comme eux dans la cavité incubatrice, on remarque des amas cellulaires de tailles différentes mais régulièrement plus gros que les larves, de forme irrégulière, en nombre variable ; ils représentent, comme nous le verrons plus loin, autant de massifs spermatogènes.

L'examen de nombreuses séries de coupes histologiques était évidemment indispensable pour compléter les données très sommaires qui viennent d'être énoncées ; aussi la majeure partie de mon travail repose-t-elle sur l'emploi de techniques histologiques et cytologiques. A ce point de vue, la petitesse du *Chthamalophilus*, qui était l'obstacle majeur à une étude précise par la dissection, constitue un avantage précieux, fort peu de lames

suffisant à recevoir toutes les coupes relatives à un parasite, coupé en son entier.

De tous les fixateurs utilisés au cours de ce travail (Bouin aqueux, Bouin alcoolique, Halmi, Helly,...), le Bouin aqueux s'est révélé le meilleur pour une étude topographique. Les parasites ont été fixés avec leur hôte, sans dissection préalable, ce qui offrait l'avantage de faciliter considérablement la manipulation des pièces ; cependant, le corps du *Chthamale* a toujours été détaché du manteau et surtout dégagé du test, afin d'éviter l'introduction d'une quantité de calcaire trop importante dans le fixateur acide.

Commencée dans l'alcool éthylique jusqu'au bain à 95°, la déshydratation des pièces a été achevée dans l'alcool butylique, changé trois fois ; on a d'ailleurs intérêt, pour obtenir de très bonnes coupes, à prolonger le dernier bain dans l'alcool butylique. Ce procédé permet de stocker, pendant un temps pratiquement illimité, du matériel demeurant parfaitement utilisable.

Pour obtenir une orientation rigoureuse du parasite par rapport à l'unique point de repère que constitue l'orifice cloacal, j'ai eu nécessairement recours aux techniques de double inclusion. Mais j'ai pu renoncer à cette précaution après avoir acquis une connaissance suffisante de l'anatomie du *Chthamalophilus*, l'orientation des coupes étant alors facile à déterminer *a posteriori*.

Les coupes ont été faites à 5-7 μ d'épaisseur.

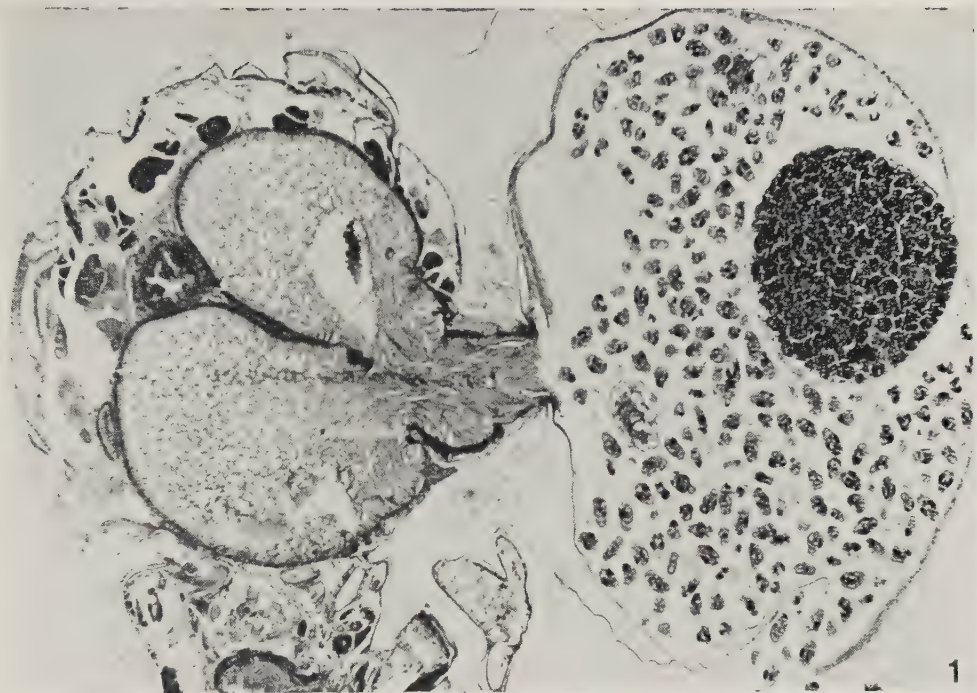
Les préparations ont été colorées soit à l'hémalum-éosine, soit au Mallory, soit à la trichromique de Masson ou de Prenant. Pour ces deux dernières colorations, j'ai employé exclusivement l'hématoxyline ferrique de Regaud, qui m'a donné de bien meilleurs résultats que la trioxyhématéine ou que l'hématoxyline de Heidenhain. Après mordantage dans l'alun de fer à 5 % pendant 24 heures, les coupes étaient plongées, pendant 24 heures également, dans de l'hématoxyline ferrique, maintenue en étuve à 37°. Par une différenciation durant 5 à 10 minutes dans une solution saturée d'acide picrique non diluée, on obtient d'excellentes colorations nucléaires, d'un noir laqué parfaitement pur. Des essais préliminaires, effectués avec l'hématoxyline ferrique à la température du laboratoire, ne m'avaient donné que des résultats décevants, une différenciation satisfaisante étant, dans de telles conditions, presque irréalisable. Signalons enfin que l'utilisation de la fuchsine, comme colorant cytoplasmique, présente l'intérêt de mieux mettre en évidence les limites cellulaires que l'éosine.

A. - SCHÉMA DE L'ORGANISATION DU *CHTHAMALOPHILUS* ADULTE.

L'application des méthodes qui viennent d'être indiquées permet de reconstituer assez facilement (l'observation de certaines structures offrant cependant de réelles difficultés) l'organisation extrêmement simplifiée du *Chthamalophilus* (fig. 3 et Pl. I, 1).

I. - Masse infère.

La masse infère, dont le rôle est exclusivement trophique, est normalement entièrement occupée par un tissu compact ; cependant, chez les parasites âgés, des lacunes parfois importantes apparaissent dans sa région centrale et jusqu'au voisinage du pédicule. La formation de



J. BOCQUET-VÉDRINE

PLANCHE I
Chthamalophilus delagei.

1. — Coupe transversale d'un *Chthamalophilus* non dégagé de son hôte. Les trois régions (masse infère, pédicule, masse supère) figurent sur la coupe. Dans la masse infère, on distingue l'ovaire et, dans la cavité incubatrice remplie d'embryons, deux îlots testiculaires. La coupe ne passe pas par le canal mésentérique. $\times 80$.
2. — Coupe sagittale d'un Chthamale porteur de deux parasites entièrement infères et d'un parasite adulte, dont seule la région infère figure sur la coupe. Cette figure donne une idée de l'énorme volume pris parfois par le ou les parasites par rapport à l'hôte. $\times 80$.

cette masse infère à partir de cellules cypridiennes privilégiées permet d'établir qu'en dépit de sa forme, cette région doit être homologuée au système radiculaire des autres Rhizocéphales ; sa structure histologique confirme cette interprétation.

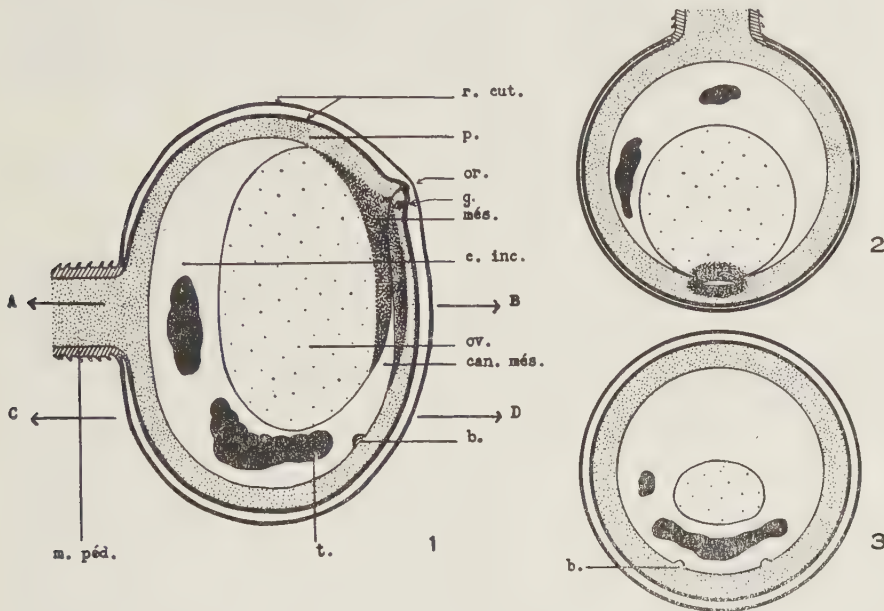


FIG. 3

Schéma de l'organisation du sac extérieur de *Cthamalophilus*.

1 : coupe dans le plan sagittal ; 2 et 3 : sections transversales passant respectivement par AB et CD.

(b., bourrelet en fer à cheval de la gouttière prolongeant le canal mésentérique ; can. més., canal mésentérique ; c. inc., cavité incubatrice ; g., ganglion nerveux ; m. péd., manchon cuticulaire du pédicule ; més., mésentère ; or., orifice du canal mésentérique ; ov., ovaire ; p., paroi du sac ; r. cut., revêtement cuticulaire double ; t., ilot testiculaire).

2. - Pédicule.

Le pédicule est un cylindre également plein, entouré d'un manchon tégumentaire épais, jaune ambré, formé d'anneaux cuticulaires juxtaposés lui assurant une certaine rigidité. Sur l'anneau le plus distal par rapport à la masse infère s'attache le revêtement cuticulaire du sac extérieur, lorsque ce revêtement est unique, ou la plus interne des deux couches cuticulaires lorsque le revêtement cuticulaire de la masse externe est double. Dans ce dernier cas, la cuticule extérieure s'attache sur l'anneau pédiculaire précédent : les deux enveloppes squelettiques de la masse supère sont donc nettement distinctes dès leur point d'attache pédiculaire.

3. - Sac extérieur.

a) Le sac extérieur est limité par une paroi constituée par deux épithéliums séparés l'un de l'autre par du tissu conjonctif.

L'épithélium externe sécrète la cuticule du parasite ; la couche cuticulaire unique, ou la plus proximale des deux couches cuticulaires simultanément présentes, constitue l'exosquelette récent, actuel, du *Chthamalophilus*, et reste intimement liée à l'assise sécrétrice ; elle est donc en tout point homologable au squelette externe d'un Crustacé normal. La seconde couche cuticulaire, qui double souvent, à l'extérieur, la précédente, représente l'exuvie antérieure qui s'est normalement décollée de l'épithélium au niveau du sac extérieur, mais ne s'est pas dégagée du pédicule.

Aucune cuticule ne revêt l'épithélium interne.

De nombreuses fibres musculaires striées sont différenciées dans le conjonctif interposé entre les deux formations épithéliales.

b) Le seul organe immédiatement repérable est un volumineux ovaire impair, de forme oblongue, allongé suivant la même direction que le sac extérieur et atteignant les deux-tiers de la longueur de ce sac. Cet ovaire s'insère sur la paroi suivant un mésentère en forme de calotte localisée du côté opposé au pédicule, mais déjetée vers l'un des pôles de la masse supère.

L'épithélium interne se réfléchit sur le pourtour de cette calotte mésentérique et recouvre entièrement l'ovaire.

c) Entre l'ovaire et la paroi s'étend une vaste cavité incubatrice généralement pleine d'œufs, d'embryons ou de larves, et qui est évidemment tapissée par l'épithélium interne.

d) Au milieu des pontes en incubation s'observent les gros amas cellulaires spermatogènes que la dissection permet déjà de déceler. Le testicule du *Chthamalophilus* adulte est exclusivement constitué par ces massifs, en nombre variable, qui baignent librement dans le liquide emplissant la cavité incubatrice ; ces massifs peuvent être comparés à des cultures de tissu testiculaire s'effectuant à partir de fragments détachés d'un testicule pariétal, inséré à proximité de l'ovaire, mais présent seulement chez les parasites juvéniles.

e) Au niveau de la calotte mésentérique, le tissu conjonctif, qui devient notablement plus épais que sur le reste de la paroi du sac extérieur, est creusé d'un canal mésentérique, qui établit une communication entre la cavité incubatrice et l'extérieur par l'orifice cloacal. Ce canal, dont la lumière est aplatie parallèlement au tégument voisin, est largement ouvert à son extrémité interne ; son bord opposé à la masse ovarienne se prolonge, sur la paroi de la cavité incubatrice, par une sorte de gouttière à fond plat, dont le contour semi-circulaire est marqué par un léger bourrelet. Le canal mésentérique se rétrécit progressivement à mesure qu'on approche de l'ouverture cloacale. L'épithélium qui le tapisse sécrète une cuticule qui est en continuité avec celle de l'épithélium extérieur.

f) Un ganglion nerveux est situé, dans la paroi, au voisinage de l'orifice cloacal.

Le prochain chapitre sera consacré à l'étude détaillée des diverses formations qui viennent d'être schématiquement définies. Mais on voit dès maintenant que la structure anatomique de *Chthamalophilus*

delagei est, très notablement, plus simple encore que celle des Sacculinidae : on remarque en particulier l'absence de cuticule interne et de rétinales, d'oviductes, de glandes collatérales. Enfin, il faut souligner les caractères très singuliers du testicule qui, à ma connaissance, n'ont leur équivalent chez aucun des Rhizocéphales antérieurement connus.

B. - PLAN DE SYMÉTRIE DU PARASITE, ORIENTATION PAR RAPPORT A L'HÔTE.

La masse supère de *Chthamalophilus delagei* présente un plan de symétrie bilatérale défini, d'une part, par l'axe pédiculaire et, d'autre part, par la direction du canal mésentérique. Ce plan coupe le sac extérieur suivant sa plus grande dimension (l'allongement de la partie extérieure étant d'autant plus manifeste que le parasite atteint une plus grande taille) et passe naturellement par le promontoire cloacal ; il est évidemment, étant donné l'orientation du pédicule, perpendiculaire au plan tangent à la surface du corps de l'hôte, au point de fixation du parasite.

Ce point de fixation sur le Chthamale étant latéral dans la plupart des cas, il en résulte que le plan sagittal du *Chthamalophilus* extérieur est aussi, le plus souvent, perpendiculaire au plan sagittal de l'hôte. Il peut d'ailleurs occuper une position assez variable autour de l'axe pédiculaire, mais est généralement parallèle à l'axe thoracique antéro-postérieur du Chthamale, l'orifice cloacal étant orienté vers la région antérieure de celui-ci.

Il est assez curieux de constater que, malgré les différences qui éloignent largement *Chthamalophilus* de la Sacculine, on retrouve ainsi, chez *Chthamalophilus*, l'orientation à angle droit des plans sagittaux de l'hôte et du parasite, découverte presque en même temps par Kossmann et par Giard et sur laquelle a insisté Delage. Il convient toutefois de souligner que, pour *Chthamalophilus*, dont la localisation sur l'hôte est, comme nous le verrons, sujette à des variations sans équivalent chez la Sacculine, c'est beaucoup moins la position relative des plans sagittaux de l'hôte et du parasite que celle du plan sagittal du parasite par rapport au plan tangent au tégument du Chthamale, au niveau du parasite, qui témoigne d'une disposition structurale constante.

L'existence d'un plan de symétrie bilatérale implique la possibilité de principe de distinguer, malgré la forme globuleuse du *Chthamalophilus* extérieur, une face ventrale et une face dorsale, une extrémité antérieure et une extrémité postérieure.

La définition de telles régions, habituellement si élémentaire, devient, chez les Rhizocéphales, un problème pratiquement insoluble, dont « la réponse », comme l'écrivait Delage (p. 698), « dépend de la manière dont on comprend » le Rhizocéphale. On conçoit donc que deux interprétations principales, d'ailleurs irréductibles, aient été proposées au sujet de l'orientation des Rhizocéphales.

La première, due à Delage, repose sur l'origine et la structure du

système nerveux de la Sacculine. L'invagination nerveuse se produisant, chez la Sacculine, au voisinage du bord mésentérique, Delage, se référant à la différenciation ventrale du système nerveux chez tous les « Annelés », attribue au mésentère une position ventrale. D'autre part, la Sacculine représentant seulement la tête d'une cypris ou d'un Cirripède adulte non parasite, son ganglion nerveux unique peut être interprété comme un ganglion cérébral déjeté à proximité d'un thorax virtuel, en position postérieure par rapport aux gonades. Il résulte de ces arguments que, pour Delage, l'extrémité pédonculaire de la Sacculine est supérieure ou orale, l'extrémité cloacale inférieure ou aborale, les faces gauche et droite du parasite touchant respectivement le sternum et l'abdomen du crabe, le mésentère étant ventral.

Smith, frappé par la comparaison de schémas représentant un *Pelto-gaster* externe et un Cirripède entier, aboutit à une conception tout autre : le mésentère serait dorsal, la région pédiculaire postérieure, l'orifice palléal antérieur ; mais, pour la Sacculine, les positions respectives des côtés droit et gauche par rapport à l'abdomen ou au sternum du crabe restent évidemment identiques à celles que leur attribuait l'interprétation antérieure. Cette seconde manière de voir a été adoptée par Boschma, dans ses remarquables travaux sur les Sacculinidae, et par Krüger, dans le *Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs*.

En fait, il paraît impossible, dans l'état actuel de nos connaissances, de trouver un fait décisif en faveur de l'une ou l'autre de ces solutions et c'est uniquement pour des raisons pragmatiques, afin de ne pas compliquer une question inaccessible, que j'adopterai conventionnellement, en l'adaptant toutefois au cas du *Chthamalophilus*, l'orientation admise par les auteurs récents.

Sous les réserves précédentes, on peut considérer, chez le *Chthamalophilus* adulte, la région pédiculaire comme postérieure ; il est commode de considérer le promontoire cloacal comme antérieur, ce qui oblige à supposer une courbure de l'axe antéro-postérieur, droit chez la Sacculine ; le mésentère occuperait ainsi une position antéro-dorsale, le ganglion nerveux, dorsal, étant très antérieur ; enfin, dans le cas général, les faces gauche et droite du parasite seraient respectivement disposées vers les côtés dorsal et ventral de l'hôte.

Cet essai d'orientation ne vaut, de toute manière, que pour le parasite définitivement organisé : on ne saurait, en effet, négliger ici, bien que les faits correspondants doivent seulement être établis plus loin, que deux modifications successives d'orientation du mésentère, par rapport au plan tangent au tégument du Chthamale au niveau de l'ancrage du parasite, surviennent au cours du développement du nucléus et lors du passage du stade extérieur juvénile à l'état adulte. La première se produit peu après la différenciation initiale de l'ovaire et fait tourner de 90° le mésentère qui, perpendiculaire tout d'abord au plan tangent au corps de l'hôte, devient ainsi parallèle à ce plan ; ce premier changement d'orientation du mésentère a été difficile à établir et n'a peut-être pas un caractère absolument inéluctable. La seconde rotation, qui intervient après l'éclosion du *Chthamalophilus* extérieur, est rigoureusement constante ; elle fait décrire à l'ovaire, et au mésentère qui le rattache à la paroi, un arc de près de 180°, ces formations partant d'une position juxta-pédiculaire pour occuper finalement une position presque opposée au pédicule.

Delage a établi qu'au cours du développement endoparasitaire de la Sacculine, une semblable rotation, limitée cependant à 90°, faisait

passer le mésentère d'une position juxta-pédiculaire virtuelle (l'éclosion de la Sacculine externe n'ayant pas encore eu lieu) à sa plase définitive ; le plan sagittal de la Sacculine, qui coïncide primitivement avec celui de l'hôte, devient ainsi perpendiculaire au plan de symétrie du crabe. Il n'y a aucune raison de supposer que la seconde rotation du mésentère, chez *Chthamalophilus*, entraîne un tel changement d'orientation du plan sagittal du parasite par rapport à celui de l'hôte. De toutes façons, l'explication de Delage, qui voyait la cause de la rotation dans une différence de nutrition des côtés droit et gauche de *Sacculina carcini*, elle-même déterminée par une disposition anatomique de *Carcinus maenas*, ne saurait être appliquée au cas de *Chthamalophilus* ; le fait qu'on retrouve, quoique sous des formes un peu différentes, des changements d'orientation similaires, évidemment liés à des croissances différentielles, chez des genres aussi éloignés que *Chthamalophilus* et *Sacculina*, conduit à voir dans ces phénomènes une tendance fondamentale des Rhizocéphales plutôt que le résultat d'adaptations parasitaires particulières.

Le plan sagittal du sac extérieur du *Chthamalophilus* n'intéresse pas la masse infère, dont les lobes irréguliers se développent, dans une très large mesure, en fonction des résistances variables opposées à leur croissance par l'anatomie interne du Chthamale autour du point d'ancrage.

CHAPITRE III

Anatomie microscopique du *Chthamalophilus delagei* adulte

Certaines informations contenues dans le chapitre précédent résultent d'une analyse beaucoup plus poussée que ne l'exige le plus souvent l'anatomie topographique d'un organisme et obligent à une justification. Il importe maintenant, malgré les quelques redites que cela entraîne inévitablement, de reprendre, dans son détail histologique, voire cytologique, l'étude structurale des différentes régions et des divers organes du *Chthamalophilus*. Etant donné le degré de régression parasitaire des Rhizocéphales, une étude d'anatomie microscopique permet d'ailleurs seule d'atteindre à la connaissance réelle de tout genre nouveau.

Cette étude a conduit à la mise en évidence, chez *Chthamalophilus*, de nombreux phénomènes sécrétoires signalés ci-dessous, mais dont les aspects plus strictement histochimiques seront envisagés dans un travail ultérieur.

Les organes reproducteurs soulevant des problèmes particulièrement complexes chez les Rhizocéphales, j'ai estimé préférable de scinder cette étude d'anatomie microscopique en deux parties, la première étant réservée à l'étude de la masse infère, du pédicule, et des formations somatiques du sac extérieur, la seconde traitant exclusivement de la structure de l'ovaire et de celle, si particulière, du testicule.

III. 1. Anatomie microscopique de la masse infère, du pédicule et des formations somatiques du sac extérieur chez le *Chthamalophilus delagei* adulte.

A. - RÉGION INFÈRE.

La région infère du *Chthamalophilus delagei* adulte finit par occuper un volume relativement énorme par rapport au corps de l'hôte (Pl. I, 2) et garde toujours des dimensions notables par rapport au sac extérieur. Chez les jeunes individus supères, le rapport de la masse infère à la masse supère est évidemment très élevé ; il diminue progressivement à mesure que se développe le sac extérieur, la croissance de la masse infère, sans être négligeable, devenant alors très faible ; chez les gros parasites adultes, ce rapport s'équilibre généralement au voisinage de l'unité, mais le volume du sac extérieur l'emporte finalement, chez les plus gros parasites, sur celui de la région infère (fig. 2).

Au cours de sa croissance, la masse infère refoule progressivement l'épithélium de l'hôte, même lorsqu'elle s'enfonce le plus profondément à l'intérieur de cet hôte : il arrive que certains de ses lobes s'insinuent jusque dans l'anse digestive du Chthamale ou qu'elle coince entre ses replis des ampoules testiculaires de celui-ci. Cependant, en dépit des apparences dont on pourrait être victime si on se limitait à une dissection, elle demeure toujours externe et on retrouve toujours, sur les coupes, l'épithélium de l'hôte étroitement appliqué contre le parasite et enveloppant comme un sac toute la surface de sa masse infère.

I. - Le revêtement tégumentaire de la masse infère.

Un examen très attentif des coupes montre qu'un mince liseré, présentant les réactions tinctoriales de la cuticule, est constamment interposé entre l'épithélium de l'hôte et celui du parasite. L'appartenance de ce tégument au *Chthamalophilus* ou au Chthamale n'était pas évidente *a priori*. Cependant, si l'on suit avec précision les contours de la masse infère, on constate qu'ils dessinent parfois des replis profonds qui traduisent, sur les coupes, la présence des lobulations déjà signalées et apparaissent comme des sortes de fossettes au fond desquelles l'épithélium de l'hôte n'est pas entraîné. En ces points, le revêtement tégumentaire conserve toujours une adhérence parfaite avec

l'épithélium du parasite, alors qu'il abandonne tout contact avec celui de l'hôte.

Ces images fournissent la preuve indiscutable que la cuticule qui limite la masse infère est bien sécrétée par le parasite.

Je reviendrai ultérieurement, dans le chapitre consacré aux relations de l'hôte et du parasite, sur les modifications que subit l'épithélium du *Chthamale*, sur toute la surface où il est en contact avec la masse infère du *Chthamalophilus*.

2. - Les tissus de la masse infère.

L'ectoparasitisme et l'absence de formations radiculaires chez *Chthamalophilus* confèrent un intérêt tout particulier à l'étude de la masse infère ; en fait, l'origine ontogénique et la structure histologique de cette masse infère permettent d'établir son homologie avec les racines des Rhizocéphales classiques.

a. - Historique sommaire.

La première description des racines d'un Rhizocéphale a été donnée par Delage (1884), pour *Sacculina carcini* ; le tissu radulaire, selon Delage, est constitué par un réseau de cellules étoilées, anastomosées, laissant entre elles des lacunes occupées par des globules graisseux.

Kollmann (1909) confirme cette interprétation pour *Sacculina betencourti*, mais observe que, dans les racines de *Lernaeodiscus*, « les espaces libres sont intracellulaires et non extracellulaires ».

E. Fischer (1927-1928) montre, sur la Sacculine, que les globules lipidiques sont en fait intracytoplasmiques et que les cellules radiculaires ne sont pas étoilées, mais jointives ; il découvre, à la périphérie de la racine, de grandes cellules qui entourent chacune une masse de substance collagène en relation directe avec le tissu conjonctif du Crabe.

Dornesco et E. Fischer-Piette (1931) distinguent, dans les racines, trois catégories cellulaires :

1° des cellules périphériques à grands noyaux, constituant l'épithélium proprement dit ;

2° des cellules internes à petits noyaux ;

3° les cellules « accolées aux massues ».

Ces auteurs pensent que les cellules internes à petits noyaux pourraient être des cellules de réserve, tandis que les cellules « accolées aux massues » seraient glandulaires.

Enfin, Pérez (1935, 1941), sur *Peltogaster*, *Septosaccus*, *Gemmosaccus*, *Lernaeodiscus*, *Triangulus*, a décrit, sous l'appellation de follicules épithéliaux, des structures qui correspondent probablement aux formations en massue de Fischer, et qu'il considère comme homologues des follicules lagéniformes déjà décrits sommairement par Delage chez la Sacculine.

b) Etude chez *Chthamalophilus delagei*.

La masse infère de *Chthamalophilus delagei* ne présente aucune formation qui rappelle, même de très loin, les follicules épithéliaux ou lagéniformes des auteurs.

Trois catégories cellulaires, dont la première et la troisième corres-

pondent aux deux premiers types signalés par Dornesco et Fischer, peuvent être reconnues (fig. 4).

1° Cellules périphériques aplaties.

Je groupe dans cette première catégorie des cellules aplaties tangentiellement au tégument de la masse infère et de forme lenticulaire ; elles mesurent 15 à 17 μ de diamètre sur 5 à 6 μ d'épaisseur. Leurs noyaux, relativement gros, sont ellipsoïdaux et contiennent généralement deux nucléoles. Le cytoplasme de ces cellules est dense, fortement colorable, mais ne semble jamais renfermer d'inclusions figurées. Ces cellules ont manifestement un aspect épithélial ; elles ne forment cependant, en aucun cas, un revêtement continu à la péri-

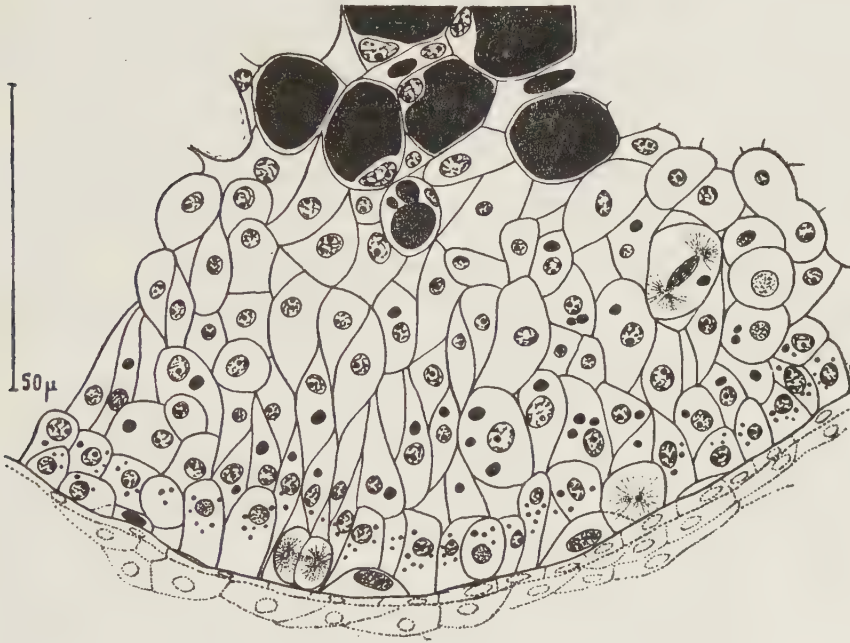


FIG. 4

Secteur de la masse infère d'un *Chthamalophilus*.

Les inclusions lipidiques des cellules épithéliales prismatiques et des cellules internes ont été représentées par des taches noires. Les cellules de l'hôte sont figurées en pointillé.

phérie de la masse infère : elles y sont seulement réparties de place en place suivant une distribution assez régulière. Elles se divisent simultanément, les fuseaux mitotiques étant toujours orientés parallèlement au tégument contigu : il ne semble donc pas qu'elles participent à la formation du tissu interne de la masse infère.

Il est probable que ces cellules, comme celles de la seconde catégorie dont il va être question, interviennent dans la sécrétion du revêtement tégumentaire infère.

2° Cellules périphériques prismatiques.

Entre les cellules périphériques aplaties, la surface de la région infère est recouverte par une assise de cellules de type prismatique,

de hauteurs assez inégales. Il en résulte que le revêtement qu'elles constituent est passablement irrégulier. Ces cellules prismatiques s'opposent nettement aux cellules précédentes : leur noyau est relativement petit, sphérique, uni-nucléolé et refoulé à leur pôle profond ; leur cytoplasme, relativement dense au pôle superficiel, devient clair autour du noyau, près duquel s'observent des granulations lipidiques de petite taille.

Le rôle absorbant de ces cellules ne semble pas devoir être mis en doute.

3° Cellules internes adipeuses.

Enfin, les cellules internes forment un tissu en tout point comparable à celui des racines des autres Rhizocéphales, et dont la fixation histologique, en raison de la richesse en inclusions lipidiques, oblige à des précautions particulières. Après utilisation du Bouin, les sections de la masse infère prennent l'aspect d'un tulle à larges mailles ; il faut cependant noter que le substrat protidique des formations graisseuses est respecté dans ces conditions et peut être mis en évidence grâce à sa légère affinité pour l'éosine. L'emploi de fixateurs osmiés ou bichromatés, qui conservent les graisses, permet de réaliser des observations plus complètes.

La présence, dans les racines de Rhizocéphales, de substances réduisant l'osmium, est sûrement un fait très général. Potts a même utilisé cette action réductrice pour suivre le trajet des racines de *Thompsonia* à l'intérieur de l'hôte.

La dimension des inclusions lipidiques, qui sont toujours intra-cytoplasmiques, augmente progressivement de la périphérie vers le centre de la masse infère et le territoire situé à proximité de la base du pédicule. Dans cette dernière région, la structure cellulaire disparaît d'ailleurs souvent pour faire place à une lacune assez vaste, qui rappelle le « bassinet sanguin » signalé par Pérez (1941) chez *Pelto-gaster*.

Les cellules les plus typiques s'observent dans la région centrale ; elles sont de grande taille et sensiblement isodiamétriques (18-25 μ) ; leur cytoplasme est réduit à une mince pellicule appliquée contre leur membrane difficile à mettre en évidence ; le liseré cytoplasmique enveloppe soit une énorme inclusion lipidique, soit plusieurs gouttelettes graisseuses de tailles parfois fort inégales. La diversité de ces figures est sans doute liée, pour une part, à la nature du fixateur utilisé. Le noyau, petit, est rejeté contre la paroi dans le cytoplasme résiduel ; il prend souvent l'aspect d'un mince croissant, l'unique nucléole étant plaqué contre la membrane nucléaire.

De petites cellules, de formes variées, mais de contours fréquemment subtriangulaires sur coupes, occupent les espaces qui séparent les unes des autres les grosses cellules adipeuses.

A mesure qu'on se rapproche de la périphérie, les inclusions graisseuses intra-cytoplasmiques prennent de moins en moins d'importance, les gouttelettes lipidiques étant beaucoup plus petites et réparties dans le cytoplasme finement granuleux ; le noyau occupe alors une position centrale dans ces cellules dont la forme est très variable, arrondie, vaguement triangulaire, en fuseau ventru...

Dans certains cas, on observe cependant, autour de la masse des cellules très adipeuses du centre, une zone apparemment pauvre en graisses qui contraste à la fois avec la région centrale et avec la région périphérique, et rompt le gradient qui vient d'être signalé.

Le drainage de substances prélevées à l'hôte vers le pédicule et la masse supère est manifeste. Cependant, il est assez probable que ce transit s'accompagne d'une activité métabolique dont les cellules internes seraient le siège.

Bien que ces cellules adipeuses soient profondément différenciées, elles conservent la faculté de se diviser.

Si l'on fait abstraction de l'absence de follicules épithéliaux, qui tient peut-être au caractère externe du parasite, on retrouve donc dans la structure histologique de la masse infère du *Chthamalophilus* tous les aspects essentiels qui ont été observés dans les racines des Rhizocéphales endoparasites.

Cette similitude histologique entre masse infère et racines est d'autant plus remarquable que, par son anatomie et sa physiologie d'ectoparasite, *Chthamalophilus* est manifestement très éloigné des Rhizocéphales classiques.

B. - PÉDICULE.

Le pédicule du *Chthamalophilus* adulte est une formation grossièrement cylindrique qui assure la liaison entre la masse infère et le sac extérieur. Lors de l'extrusion du nucléus, il est encore fort éloigné de cet aspect définitif ; il se présente alors comme une simple constriction qui sépare la partie infère du jeune sac extérieur et qui est d'autant moins apparente que le diamètre de ce sac extérieur est lui-même encore fort réduit (fig. 2, a).

Le processus d'allongement pédiculaire sera analysé dans le chapitre réservé à l'étude de la croissance et je me bornerai pour l'instant à décrire la structure du pédicule chez l'adulte.

Son individualisation est d'ailleurs essentiellement morphologique : son aspect relativement grêle et surtout son revêtement très singulier constituent ses particularités essentielles ; mais il ne renferme aucun organe et appartient, par sa structure histologique, à la région infère avec laquelle il est en parfaite continuité.

I. - Le revêtement cuticulaire.

Le revêtement cuticulaire du pédicule est entièrement différent de celui des masses infère et supère : alors que la cuticule de ces deux régions est mince, souple, transparente, incolore et lisse, le manchon cuticulaire du pédicule est épais, opaque, d'une couleur jaune ambrée et présente une fine annulation ; son épaisseur confère au pédicule une rigidité assez grande ; celle-ci est d'ailleurs corrigée

par l'annulation qui garantit une flexibilité suffisant à écarter les risques de rupture du parasite au niveau pédiculaire.

Les coupes effectuées suivant l'axe du pédicule sont les plus favorables pour l'étude de ce manchon tégumentaire. Même après fixation de pièces par des fixateurs neutres, comme le Helly, il est totalement inutile de procéder à une décalcification, ce qui prouve que la minéralisation de la cuticule est faible. Les coupes ont été colorées au Mallory : bien que cette coloration n'ait pas de valeur histochimique, elle donne très souvent des indications intéressantes

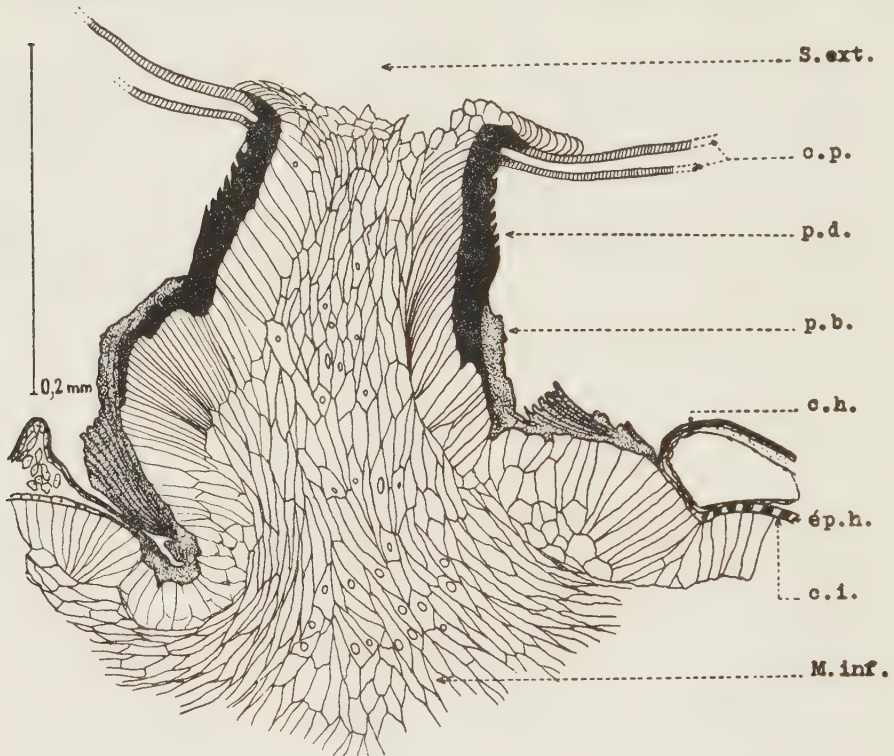


FIG. 5

Pédicule de *Chthamalophilus delagei*, en coupe longitudinale.

(c. h., cuticule du Chthamale ; c. i., cuticule revêtant la masse infère du parasite ; c. p., double revêtement cuticulaire du parasite ; ép. h., épithélium du Chthamale ; p. b., région basilaire du pédicule ; p. d., région distale du pédicule = pédicule s. str. ; M. inf. et S. ext., masse infère et sac extérieur du *Chthamalophilus*).

sur la disposition topographique des couches cuticulaires et épicuticulaires, respectivement colorées en bleu et en jaune orangé pelure d'oignon.

Les observations histologiques relatives au manchon tégumentaire conduisent à partager le pédicule des individus adultes en deux régions, respectivement voisines de la masse supère et de la masse infère (fig. 5).

La première, en forme de cylindre bien calibré, est recouverte par un revêtement cuticulaire épais, formé d'anneaux réguliers,

uniformément colorables, dans toute leur masse, en jaune pâle par le Mallory.

Sur certaines préparations, il semble que les annulations du pédicule, qui dessinent une sorte de feston superficiel, n'affectent que la couche la plus extérieure de la cuticule, qui paraît homogène dans ses parties profondes. Mais d'autres images, que j'estime plus significatives, montrent qu'à chaque annulation formant la totalité de l'épaisseur de la cuticule, correspond une couronne cuticulaire orientée presque perpendiculairement à l'axe pédiculaire ; les couronnes successives seraient empilées les unes sur les autres, suivant la longueur de cette première région du pédicule, comme des sortes de collerettes épaisses superposées.

Il est possible qu'une homogénéisation secondaire aboutisse parfois à dissimuler en profondeur cette structure en écailles, dont les crêtes chitineuses superficielles restent alors les seuls témoins.

Il est remarquable que le squelette de cette première région pédiculaire ne prenne, en aucun point, une coloration bleue au Mallory ; cela ne signifie d'ailleurs nullement qu'il doive être considéré comme exclusivement épicuticulaire. Il semble certain que l'exosquelette ait à ce niveau une composition assez aberrante et que, peu minéralisé et pauvre en chitine, il soit au contraire particulièrement riche en protides ; les réactions tinctoriales spécifiques des polysaccharides y sont généralement négatives tandis que les réactions caractéristiques des protides s'y révèlent énergiquement positives.

Dans la concavité des deux anneaux les plus proches du sac extérieur s'attachent les deux feuillets cuticulaires qui forment, dans le cas le plus général, le revêtement squelettique double de la masse supère, et se teintent en bleu au Mallory. Sur les anneaux moins distaux, on peut encore observer des lambeaux cuticulaires, restes de mues antérieures du sac.

La seconde région du pédicule s'évase notablement et parfois très brusquement à proximité de la masse infère. Son revêtement cuticulaire est totalement différent de celui qui vient d'être décrit : le squelette apparaît nettement feuilleté dans toute son épaisseur et offre une alternance de couches très minces, colorées en bleu par le Mallory, et de lames beaucoup plus épaisses prenant, avec le même réactif, une coloration rouge orangé vive ou très vive. Le décalage de ces couches entraîne une annulation assez difficile à repérer extérieurement, mais, de toute manière, beaucoup plus irrégulière que l'annulation distale.

Le complexe cuticule-épicuticule (ou peut-être, moins précisément, le complexe de deux feuillets colorables respectivement en bleu et en rouge au Mallory) le plus proche de la masse infère est incontestablement soudé au tégument de l'hôte ; il paraît certain, comme nous le verrons à propos de la croissance du pédicule, que le tégument du Chthamale intervient pour une très large part dans les sécrétions cuticulaires de toute la région proximale du pédicule. L'épaisseur des lames colorables en bleu est à peu près la même que celle de la cuticule du Chthamale ; l'épaisseur des couches colorables en rouge orangé est au contraire très supérieure à celle de l'épicuticule du

Chthamale ; j'essaierai de fournir plus loin une interprétation de ces faits passablement déroutants.

Notons encore que dans la zone limite entre les deux parties du pédicule, le revêtement feuilleté de la région proximale vient chevaucher le squelette de la région distale.

En résumé, l'examen des formations cuticulaires établit nettement la dualité fondamentale du pédicule qui constitue cependant une unité morphologique et fonctionnelle incontestable. En fait, l'étude du développement et de la croissance du *Chthamalophilus* nous montrera que seule la région distale du pédicule morphologique peut être homologuée au pédoncule de la Sacculine par exemple, et mériterait donc d'être appelé pédicule, au sens strict de ce terme.

2. - Structure histologique.

a. - *Épithélium.*

L'épithélium du pédicule, dans la région distale que nous venons de distinguer, est composé de cellules étroites et très hautes (40 à 60 μ), presque toujours allongées obliquement par rapport à la surface pédiculaire et inclinées vers la masse infère. Corrélativement, leur noyau, qui occupe une position profonde dans la cellule, est très étiré, ce qui rend son observation extrêmement difficile ; il semble cependant renfermer le plus souvent deux nucléoles.

Cet épithélium distal est le siège d'une activité sécrétoire qui se manifeste par l'accumulation de granulations au pôle superficiel de chaque cellule, chez tous les animaux renfermant des larves proches de l'éclosion. Ce cycle d'activité semble coïncider avec celui de l'épithélium externe de la masse supère.

L'épithélium de la région proximale du pédicule présente en gros les mêmes caractéristiques que le précédent ; les cellules qui le constituent offrent cependant une disposition moins régulière, leur taille diminuant d'autre part à mesure qu'on s'approche de la masse infère.

b. - *Tissu interne.*

En dessous de cette assise épithéliale, le pédicule est entièrement occupé par un tissu interne, fait de cellules serrées les unes contre les autres et donnant l'impression d'être étirées et fortement comprimées par l'étranglement pédiculaire. Il en résulte que la forme de beaucoup d'entre elles est difficile à définir ; cependant, à proximité de l'axe du pédicule, elles ont une allure en fuseau très allongé suivant cet axe. Leur noyau est localisé à l'un des pôles de ce fuseau ; leur cytoplasme peu abondant, mais très colorable, contient fréquemment des inclusions en gouttelettes de tailles variables, présentant les affinités tinctoriales des mucus ; il ne semble pas que ces inclusions témoignent d'une activité sécrétoire continue des cellules, mais plutôt que ces dernières, ayant fonctionné pendant un certain temps, soient finalement le siège d'une dégénérescence muqueuse. Ce processus aboutit parfois à la formation de véritables cavités de fonte. Il est

évidemment difficile d'attribuer un sens physiologique précis à ces observations.

On voit également des granulations lipidiques dans les cellules pédiculaires, mais elles sont toujours de petite taille, et diffèrent par conséquent beaucoup de celles qu'on trouve, à proximité du pédicule, dans les cellules adipeuses de la masse infère.

En raison de sa situation topographique, le pédicule assure naturellement la conduction des substances nutritives prélevées à l'hôte. Le tissu interne du pédicule est d'ailleurs en continuité avec celui de la masse infère, aussi bien qu'avec le conjonctif de la région supère. Le passage de la masse infère au pédicule se fait sans hiatus histologique, et on voit nettement, à proximité de la base pédiculaire, le tissu infère converger vers le pédicule. Au contraire, la limite entre le pédicule et le sac supère se marque généralement par une opposition très nette dans la disposition des cellules.

C. - FORMATIONS SOMATIQUES DU SAC EXTÉRIEUR.

Pour les raisons déjà exposées, les formations germinales du sac extérieur feront l'objet d'un développement ultérieur. Je me limiterai donc ici à l'étude de la paroi et du système nerveux.

I. - Paroi du sac extérieur.

a. - *Epithélium externe.*

Chez les individus juvéniles, l'épithélium externe de la paroi du sac extérieur est de type cubique ; les cellules épithéliales forment un pavage régulier ; elles sont relativement grandes (15 à 20 μ), leurs parois latérales étant perpendiculaires à leur surface externe, qui présente une légère convexité. Leur noyau, très gros, montre des lobations ou des digitations profondes contenant chacune un nucléole ou un corps para-nucléolaire ; ces aspects nucléaires, constants chez les jeunes parasites, ne sont sûrement pas des artefacts : ils traduisent la persistance tardive de caractères embryonnaires qui ne s'effaceront qu'au moment où le parasite deviendra mûr.

Au cours du développement du sac extérieur, les cellules de l'épithélium externe subissent, en même temps qu'elles se multiplient, des modifications progressives qui aboutissent, chez l'adulte, à la réalisation d'un aspect d'ensemble très différent de l'état initial, les cellules changeant graduellement de forme, depuis la région cloacale jusqu'au voisinage du pédicule.

Pour établir ce fait, j'ai dû compléter les observations sur coupes par des informations fournies par l'examen de préparations *in toto*.

La paroi du sac, préalablement fixé (au Bouin alcoolique ou aqueux) et vidé de son contenu, est étalée sur lame, colorée à l'hémalum dilué et montée dans l'alcool glycérine.

Elle est alors, dans son ensemble, suffisamment transparente pour être facilement étudiée au microscope. Les changements de mise au point permettent d'observer à plat ses couches constitutives.

Sur de telles préparations *in toto*, les cellules de l'épithélium externe (fig. 6) apparaissent disposées en files partant du pôle cloacal vers la naissance du pédicule. Les files se dédoublent de place en place, ce qui permet à l'épithélium d'épouser la sphéricité du sac.

La face superficielle de ces cellules, qui conserve une légère convexité, est de plus en plus réduite et prend un contour polyédrique à mesure qu'on approche de la région pédiculaire, sa plus grande dimension passant de 16-18 μ à 7 μ environ.

Les cellules voisines du cloaque gardent la forme des éléments épithéliaux juvéniles ; mais elles deviennent de plus en plus hautes à mesure qu'on s'écarte de la région cloacale, pour devenir, au niveau du pédicule, franchement columnnaires et effilées en profondeur. De

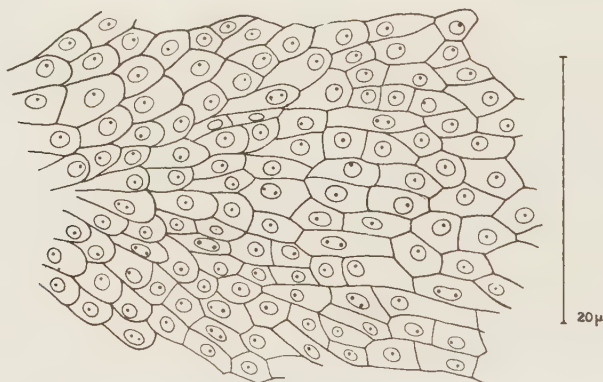


FIG. 6

Vue à plat d'un fragment de l'épithélium externe (paroi du sac extérieur de *Chthamalophilus*).

Les files cellulaires convergent vers la gauche de la figure, correspondant à la région pédiculaire.

plus, les coupes révèlent que leurs parois latérales ne sont plus perpendiculaires, mais obliques par rapport à la surface, l'angle d'inclinaison étant d'autant plus petit qu'on est plus près de la région pédiculaire. Il en résulte des chevauchements qui se font toujours dans le même sens, une cellule quelconque recouvrant partiellement celle qui la précède, du côté cloacal, et étant elle-même en partie recouverte par celle qui la suit immédiatement, en direction du pédicule.

Les noyaux sont beaucoup plus petits que ceux des cellules juvéniles, mais présentent encore souvent leur caractère multinucléolé. Ils ne sont que très exceptionnellement lobés ; leur forme, arrondie ou ovoïde, est fonction de celle des cellules auxquelles ils appartiennent. Ils occupent dans les cellules hautes une position relativement superficielle.

La description qui vient d'être donnée vaut pour l'ensemble de l'épithélium externe, à l'exception toutefois d'une région située à

proximité du ganglion nerveux. A ce niveau, les cellules épithéliales, très étroites et très hautes, envoient en profondeur des prolongements filiformes qui pénètrent dans le conjonctif sous-jacent et témoignent peut-être d'une spécialisation sensorielle.

L'épithélium externe est le siège d'une activité sécrétoire assez complexe qui est en relation évidente avec le renouvellement périodique de la cuticule protectrice du sac extérieur.

b. - *Epithélium interne.*

La cavité incubatrice est uniformément tapissée d'une couche unistratifiée de cellules aplaties dont l'ensemble forme un revêtement de type épithélial pavimenteux. Les cellules de cet épithélium sont



FIG. 7

Vue à plat d'un fragment de l'épithélium interne (paroi du sac extérieur de *Chthamalophilus*).

La région pédiculaire de la préparation correspond à la gauche du dessin. Même échelle que pour la figure 6.

de très grande taille (25 à 37 μ le long de leur plus grand axe) et pourvues d'un noyau discoïdal souvent lobé, et parfois digité (fig. 7).

L'épithélium interne, en se réfléchissant autour de la base d'insertion de l'ovaire, enveloppe également toute la partie de la gonade femelle qui fait saillie dans la cavité incubatrice.

Les caractères des cellules de l'épithélium interne ne se modifient qu'au niveau de la gouttière qui prolonge le canal mésentérique sur la paroi de la cavité incubatrice.

La limite semi-circulaire de cette gouttière est nettement marquée par une série de cellules qui deviennent brusquement très hautes ; pourvues d'une base relativement étroite, elles s'élargissent en massue vers leur pôle superficiel ; leur noyau toujours sphérique n'est jamais lobé et renferme un nucléole et des granulations chromatiques rela-

tivement grosses ; leur structure explique la formation du bourrelet morphologiquement repérable.

Dans la gouttière proprement dite, les cellules, tout en conservant une hauteur nettement supérieure à celle des éléments pavimenteux de l'épithélium interne banal, sont nettement moins élevées que les cellules marginales : il en résulte la formation du plancher aplati, voire légèrement concave, de la gouttière.

Il faut insister sur le fait que ni les cellules pavimenteuses de la cavité incubatrice ou du revêtement ovarien, ni les cellules de la gouttière ne sécrètent de cuticule. Cette absence de cuticule interne établit une différence, sans doute si fondamentale pour un Crustacé, entre la cavité incubatrice de *Chthamalophilus* et celle (1) des Rhizo-céphales classiques, qu'elle conduit à poser le problème de l'homologie réelle de ces formations.

L'organisation du parasite adulte pourrait faire croire à une formation du canal mésentérique par invagination de l'épithélium externe ; en fait, l'origine de ce canal, comme le montre l'étude ontogénique, réside au contraire dans une évagination de l'épithélium interne. Cette origine est d'autant moins évidente que la lumière du canal mésentérique, à la différence de la cavité incubatrice et de sa gouttière, est revêtue sur toute son étendue d'une cuticule en parfaite continuité avec celle de l'épithélium externe. Il est donc fort surprenant de ne relever aucune disparité histologique fondamentale entre les cellules de la gouttière et celles du canal : le passage d'une catégorie cellulaire à l'autre se fait sans hiatus perceptible morphologiquement ; il demeure même délicat de le repérer sur les coupes, la cuticule étant extrêmement mince au niveau de la marge interne du canal. Toutefois, l'épithélium du canal présente un aspect nettement plus régulier que celui de la gouttière ; en section, ses cellules, à peine plus hautes que larges, ont une forme rectangulaire ; elles diffèrent aussi légèrement de celles de la gouttière par la forme en plateau de leur pôle superficiel, en contact avec la cuticule.

L'épithélium interne de la cavité incubatrice et de la gouttière est le siège d'une activité sécrétoire intense. Le produit élaboré, qui apparaît dans les cellules sous la forme de granulations très abondantes, colorables en bleu par la trichromique de Masson, et en vert par la trichromique de Prenant, est peut-être un mucus.

D'après les observations que j'ai pu faire, ce produit qui se fluidifie lors de son excrétion, s'écoulerait, au moins partiellement, dans le conjonctif sous-jacent.

L'allure pavimenteuse des cellules, qui ne présentent ainsi aucune polarité apparente, rend pratiquement impossible l'analyse de ce phénomène.

Le cycle sécrétoire n'est pas strictement synchrone dans les cellules de l'épithélium interne et certaines d'entre elles sont remplies de granulations sécrétoires alors que d'autres en sont totalement libérées. Il en résulte des variations d'épaisseur et même de forme

(1) Il y aurait, même chez *Thompsonia*, d'après Potts, sécrétion d'une cuticule interne.

des cellules, ce qui confère parfois à l'épithélium un aspect assez irrégulier.

Cependant, au cours de chaque période d'incubation, on constate régulièrement, lorsque l'organogenèse des cypris est déjà très avancée, que les cellules de l'épithélium interne sont pour la plupart sur le point d'émettre leur sécrétion. Celle-ci est évacuée, peu avant la libération des larves, dans le conjonctif sous-jacent qui apparaît alors comme injecté de mucus, tandis que les cellules épithéliales, vidées, aplaties, deviennent difficiles à observer.

Il est difficile, en raison de la présence d'embryons en incubation, de préciser si une partie du mucus est ou non excrétée dans la cavité incubatrice. Mais il semble bien qu'au moment où l'épithélium interne devient fonctionnel, et avant même l'émission de la première ponte, l'excrétion ait lieu dans la cavité incubatrice. Il serait cependant dangereux, sans une vérification rigoureuse qu'il n'a pas été possible de réussir malgré bien des essais, d'étendre à l'adulte ces constatations faites sur des animaux encore jeunes ; il faut en effet se garder d'ou-

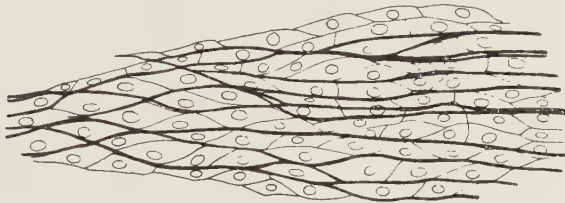


FIG. 8

Vue à plat du tissu conjonctif et des fibres musculaires de la paroi du sac extérieur de *Chthamalus philus*.

Même orientation et même échelle que pour les figures 6 et 7. (La striation musculaire n'est pas représentée).

blier que des modifications physiologiques fondamentales interviennent après la maturité sexuelle du parasite.

Quant à l'épithélium du canal mésentérique, il est également le siège d'une sécrétion périodique liée à l'édification de cuticules successives et synchrone de celle de l'épithélium externe.

Il est nécessaire de préciser que ces caractères de l'épithélium interne de l'adulte ne s'acquièrent que tardivement, le revêtement de la cavité incubatrice encore non fonctionnelle des parasites jeunes présentant des particularités sur lesquelles je reviendrai dans l'étude du développement.

c. - *Tissu conjonctif.*

Un tissu conjonctif dense, interposé entre les épithéliums externe et interne, assure, à la suite des cellules pédiculaires, la transmission à la masse viscérale de substances nutritives prélevées à l'hôte.

Au niveau de la paroi, il est composé de deux ou trois couches superposées de cellules fusiformes, dont la disposition en files rappelle de très près celle des cellules de l'épithélium externe (fig. 8).

Le tissu conjonctif s'épaissit notablement dans la calotte mésentérique et dans la région du cloaque. Il forme, d'autre part, un véritable manchon autour de l'épithélium du canal mésentérique, mais y devient plus lâche, certaines cellules présentant des formes étoilées.

d. - *Tissu musculaire.*

La musculature de la paroi du sac extérieur est constituée de fibres striées isolées, extrêmement nombreuses, qui circulent entre les cellules conjonctives (fig. 8 et 9). Ces fibres divergent de la région cloacale, selon des directions méridiennes, vers tous les points du corps. Les préparations faites à plat permettent de suivre leur trajet sur une certaine longueur et de constater qu'elles respectent l'alignement des cellules conjonctives. Avant de prendre insertion sur la cuticule, elles se recourbent assez brusquement à angle droit et semblent s'insinuer entre les cellules de l'épithélium externe ; malgré tout le soin que j'ai apporté à rechercher la manière dont s'établirait la liaison entre ces fibres musculaires et le tégument, il ne m'a pas été possible de trouver chez *Chthamalophilus* le moindre indice de l'existence de tonofibrilles. Ces différenciations apparaissent pourtant, avec une remarquable netteté, sur les mêmes préparations, dans certaines cellules épithéliales des Chthamales.

En certains points du sac extérieur, la densité des fibres musculaires devient particulièrement grande. Il en est ainsi au voisinage du cloaque, où elles forment un véritable sphincter. Le canal mésentérique est lui aussi entouré d'un manchon musculaire, qui toutefois est discontinu et comme subdivisé en anneaux suffisamment larges pour pénétrer assez profondément dans le tissu ovarien et le morceler incomplètement dans sa région profonde. Enfin, des fibres musculaires assez nombreuses suivent le bourrelet qui limite la gouttière du canal mésentérique.

La riche musculature de *Chthamalophilus* explique les ondes de contractions très énergiques qui parcourent la paroi du sac extérieur lorsque les embryons contenus dans la cavité incubatrice sont déjà bien organisés. Par contre, aucun mouvement de brassage ne peut être décelé lorsque les embryons sont encore jeunes.

2. - *Système nerveux.*

Malgré le très grand nombre de coupes que j'ai effectuées, suivant les orientations les plus variées, j'ai éprouvé beaucoup de difficultés à mettre en évidence le système nerveux de *Chthamalophilus delagei*. A vrai dire, c'est même sur une série de préparations seulement, colorées à l'hématoxyline ferrique éosine, la pièce correspondante ayant été fixée au Bouin, que j'ai obtenu une image permettant une identification certaine et suffisamment claire pour être dessinable (fig. 9).

Le ganglion nerveux de *Chthamalophilus* est un organe impair, localisé dans la lèvre dorsale de la fente cloacale et dont la symétrie coïncide avec le plan sagittal du sac extérieur. Il est cerné d'une part par l'épithélium du canal mésentérique, d'autre part par du conjonctif

riche en fibres musculaires. Ses contours dessinent une sorte d'étoile à quatre bras. Son centre est occupé par des cellules fusiformes relativement petites et par des fibres ; latéralement, on repère facilement

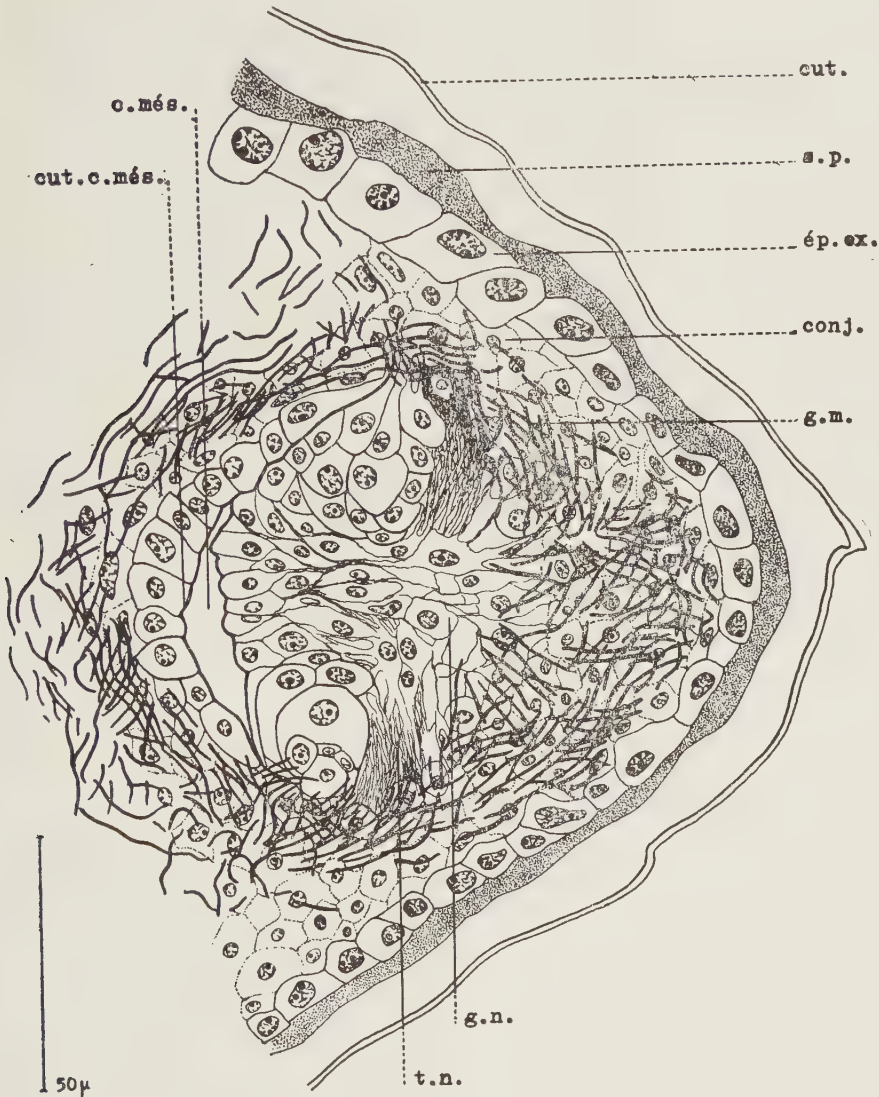


FIG. 9

Coupe passant par le ganglion nerveux de *Chthamalophilus delagei*.

(C. més., lumière du canal mésentérique ; conj., conjonctif pariétal ; cut., cuticule du parasite, décollée de l'épithélium externe ; cut. c. més., cuticule du canal mésentérique ; ép. ex., épithélium externe ; g. m., gangue musculaire ; g. n., ganglion nerveux ; s. p., sécrétion épithéliale, voir p. 559 ; t. n., tronc nerveux).

quelques très grosses cellules, fort peu nombreuses, qui possèdent des prolongements étoilés. Des fibres nerveuses se groupent latéralement pour donner, de chaque côté, un gros tronçon dépourvu d'enveloppe

conjonctive qui se subdivise très rapidement à son entrée dans la couche musculaire et dont il devient impossible de suivre les prolongements.

Cette description montre que le ganglion nerveux de *Chthamalophilus* ne diffère pas sensiblement de ceux qu'a décrits Delage chez la Sacculine et surtout chez *Peltogaster*. Cependant, aucun revêtement fibreux conjonctif de type collagène ne le protège extérieurement, à la différence de ce qu'indique Delage chez *Peltogaster* et *Sacculina* (1).

En raison de sa taille trop réduite, il n'a pas été possible d'isoler par dissection le ganglion nerveux de *Chthamalophilus*. Cependant, on parvient assez facilement à détacher, à l'aide d'un microscalpel, le promontoire cloacal ; l'observation *in toto* au microscope permet de distinguer, au niveau de la lèvre inférieure, la structure qui vient d'être décrite. Les essais qui ont été tentés en vue d'obtenir une coloration post-vitale du ganglion au bleu de méthylène n'ont donné aucun résultat positif. Les imprégnations argentiques elles-mêmes n'ont fourni que des images incertaines, les cellules conjonctives ayant, à divers degrés, réduit les sels d'argent.

Une étude comparée de la position du ganglion nerveux chez les différents genres de Rhizocéphales montre que ce ganglion est toujours situé à proximité immédiate du cloaque. Il est très remarquable que cette disposition soit respectée chez *Chthamalophilus*, malgré le percement tardif du canal mésentérique et les modifications profondes de l'ovaire qui seront exposées ultérieurement. Il serait intéressant de vérifier si cette règle, apparemment générale, ne permettrait pas de découvrir le système nerveux jusqu'ici inconnu du genre *Thompsonia*.

(1) Notons cependant que cette membrane ne figure pas sur les dessins donnés par Delage.

III. 2. Anatomie microscopique des organes reproducteurs de *Chthamalophilus delagei*.

A. - OVAIRE.

La position de l'ovaire, chez le *Chthamalophilus* adulte, ayant été définie précédemment, je m'attacherai exclusivement ci-dessous à décrire, tout d'abord sur une étape particulièrement caractéristique de son cycle, sa structure histologique et à étudier ensuite son fonctionnement.

I. - Catégories cellulaires de l'ovaire.

A côté des éléments reproducteurs, l'ovaire renferme des cellules accessoires. Ces deux catégories cellulaires seront envisagées successivement.

a) *Lignée ovogénétique.*

C'est sur les parasites dont les embryons sont à la phase de différenciation antennulaire que l'ovaire présente sa structure la plus typique : on peut alors y reconnaître clairement trois zones bien distinctes qui deviennent moins nettement repérables, soit avant, soit après ce stade (Pl. II, 1).

1° Zone de réserve ovogoniale.

La partie la plus profonde de l'ovaire, qui s'étend à proximité immédiate du canal mésentérique, sur toute la longueur de ce dernier, est essentiellement constituée par des ovogonies primordiales. Ces cellules, relativement de grande taille (8 à 10 μ) présentent en section des contours arrondis, oblongs ou piriformes. Bien que, sur toutes les préparations, on en observe quelques-unes en cours de division, la plupart sont à l'état quiescent. Leur noyau rond, de 4 μ environ de diamètre, possède un gros nucléole excentrique ; la chromatine est essentiellement concentrée près de la membrane nucléaire, sous forme de plaquettes très colorables reliées au nucléole par des travées extrêmement ténues.

2° Zone de prolifération des ovogonies.

Au-dessus de la zone précédente s'étend une région relativement large qui est le lieu d'une prolifération active des ovogonies. Celles-ci

se présentent comme des cellules arrondies, plus petites que les cellules germinales profondes ($5\ \mu$) ; elles sont presque toutes en état de pro-métaphase (suivant le terme préconisé par Chèvremont pour ce stade), leurs chromosomes, bien individualisés, courts et épais, rassemblés au centre de la cellule, étant trop enchevêtrés pour être dénombrables. Les plaques métaphasiques et les stades mitotiques ultérieurs sont beaucoup plus rares. Il semble que ces ovogonies subissent plusieurs mitoses successives sans retour à l'état quiescent.

3° Zone de grand accroissement.

Le reste de l'ovaire, dans une troisième zone qui est la plus voisine de la cavité incubatrice, est occupé par des ovocytes dont la phase de grand accroissement est, au stade considéré, terminée ou en voie d'achèvement.

Les ovocytes de premier ordre apparaissent alors comme de grosses cellules sphériques ($35-45\ \mu$) dont le noyau arrondi, qui possède un gros nucléole, est refoulé à l'un des pôles ovocytaires, dans un territoire cytoplasmique à peu près libre d'inclusions vitellines. La plus grande partie de l'ovocyte est occupée par un vitellus extrêmement abondant, réparti en granulations assez régulières, de $5\ \mu$ de diamètre moyen, et seulement séparé de la membrane ovocyttaire par une très mince pellicule cytoplasmique.

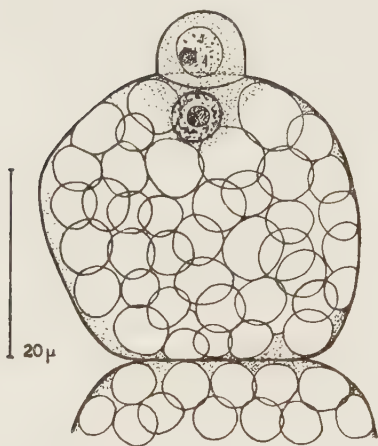


FIG. 10

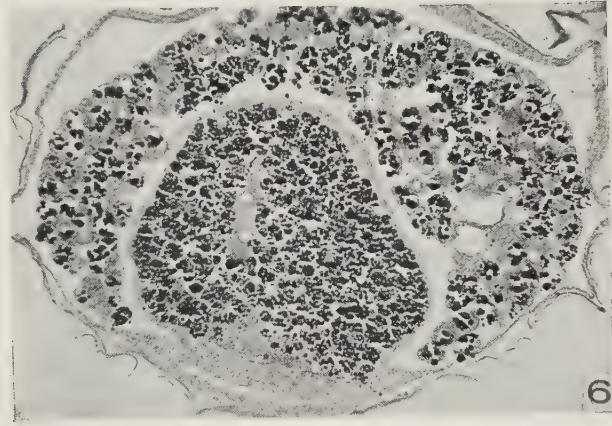
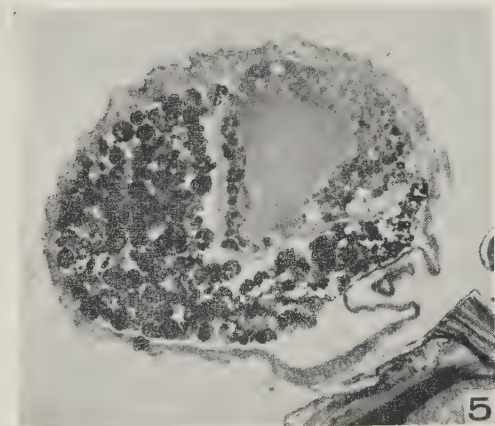
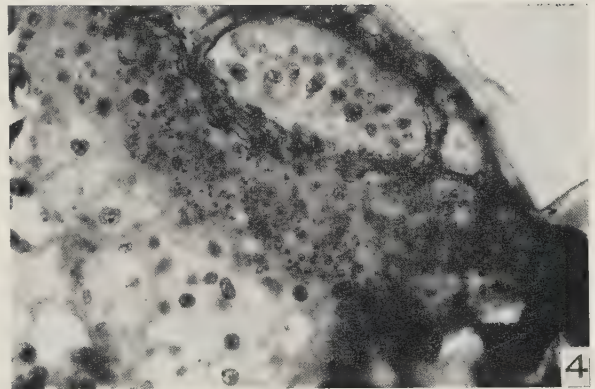
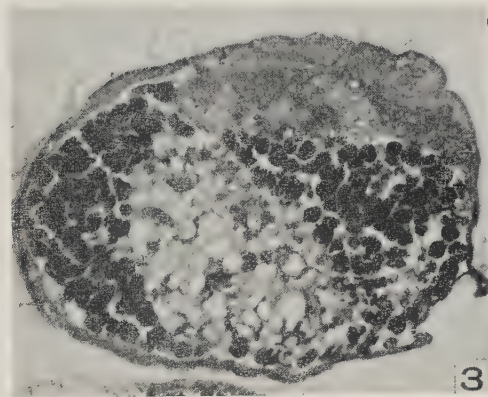
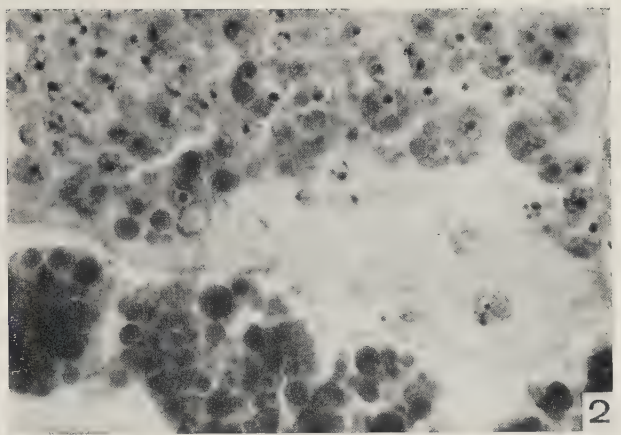
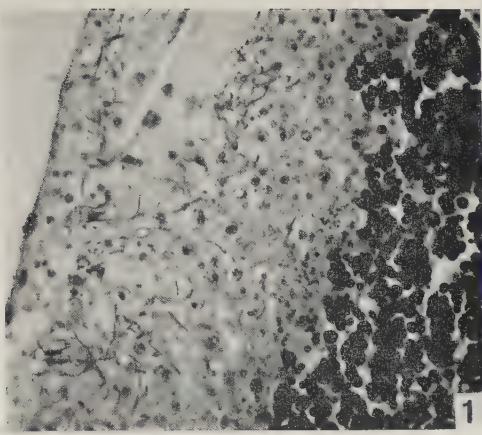
Ovocyte de *Chthamalophilus* avec sa cellule compagne, isolés par dilacération d'un ovaire.

Le pôle animal de l'ovocyte de premier ordre de *Chthamalophilus* est toujours coiffé (fig. 10) par une cellule compagne d'assez petite taille et de forme subsphérique, la région d'accolement à l'ovocyte étant aplatie ; cette cellule compagne, qui ne s'enrichit jamais en vitellus, possède un noyau identique à celui de l'ovocyte. Elle ne joue aucun rôle nourricier vis-à-vis de celui-ci et se

retrouve intacte à la fin de la phase d'accroissement ; elle est destinée à dégénérer peu de temps avant la ponte.

Les cellules compagnes, évidemment stériles, sont issues de la dernière division des ovogonies qui précède l'enrichissement en vitellus des éléments fertiles.

La présence de telles cellules annexes, souvent qualifiées de nourricières, est connue depuis longtemps chez les Rhizocéphales. Delage les a vues chez *Sacculina*, sans parvenir à en fournir une interprétation définitive. C'est Pérez (1930) qui en a reconnu l'origine dans son étude sur l'« Oogénèse des *Chlorogaster* ». Il faut toutefois remarquer que la cellule annexe, chez ce genre de Rhizocéphale, comme chez la Sacculine, est accolée au pôle végétatif de l'ovocyte alors que, chez *Chthamalophilus*, c'est à proximité du pôle animal qu'elle peut toujours être observée.



J. BOCQUET-VÉDRINE

PLANCHE II Evolution de l'ovaire.

1. — Structure de l'ovaire. Sous le canal mésentérique que l'on voit en section, on peut reconnaître les trois zones typiques. $\times 350$.
2. — Détail de l'épithélium ovarique en néoformation. $\times 825$.
3. — Sac extérieur peu après la ponte. On distingue dans la cavité incubatrice des amas testiculaires groupés, d'aspect alvéolaire. $\times 85$.
4. — Détail du tissu interstitiel de l'ovaire peu après la ponte. $\times 350$.
5. — Coagulum remplissant l'ovaire et résultant de la disparition des cellules interstitielles. $\times 85$.
6. — Phase de grand accroissement des ovocytes. Le coagulum dont il ne subsiste que des traces au centre de l'ovaire est en cours de résorption. $\times 100$.

b) Cellules accessoires de l'ovaire.

Je désigne sous ce nom un ensemble de cellules dispersées dans les trois régions qui viennent d'être distinguées, et qui, par leurs caractères histologiques, se différencient immédiatement des cellules de la lignée ovogénétique.

Il est le plus souvent difficile d'observer ces cellules interstitielles, qui sont comme coincées entre les ovogonies ou les ovocytes et ont, de ce fait, des formes très irrégulières ; le plus souvent cependant, elles sont assez allongées, avec des contours anguleux ; leur taille est également variable, mais elles sont toujours plus grandes que les ovogonies de la zone ovarienne intermédiaire et peuvent atteindre les dimensions d'un ovocyte mûr. Leur cytoplasme renferme des inclusions nombreuses dont l'origine sera discutée ultérieurement. Leurs noyaux sont ovales, la chromatine y étant répartie, non pas en plaquettes ou en amas, mais en très fines granulations poussiéreuses, uniformément dispersées dans le noyau, ce qui confère une teinte grisâtre à celui-ci, après coloration à l'hématoxyline ; le nucléole, unique, plaqué contre la paroi nucléaire, est toujours bien visible. Aucune image mitotique n'a été observée dans ces cellules ovariennes accessoires.

2. - Cycle évolutif de l'ovaire.

L'ovaire est soumis à une évolution cyclique qui coïncide d'une part avec celle dont le testicule est le siège et qui est, d'autre part, en nécessaire corrélation avec la durée d'incubation des embryons.

Les grandes étapes du développement embryonnaire, qui se succèdent dans la cavité incubatrice et dont la chronologie relative peut être établie en toute certitude, représentent d'ailleurs, comme je l'ai signalé dans l'exposé méthodologique de l'introduction, les seules repères utilisables pour la reconstitution du cycle ovarien (et du cycle testiculaire).

Pour simple qu'elle soit dans son principe, cette méthode ne va pas sans difficultés dans son application. Si certains stades, en raison de leur durée, se rencontrent fréquemment ou assez fréquemment, d'autres, qui sont au contraire très fugaces, doivent être recherchés patiemment. Il importe alors d'apprendre à les reconnaître sur le vivant, toute vérification réelle de l'état d'un parasite obligeant à ouvrir sa cavité incubatrice et rendant l'exemplaire inutilisable pour le travail histologique. En particulier, chez le *Chthamophilus* adulte, le stade correspondant à une cavité incubatrice vide, c'est-à-dire compris entre la libération des cypris et la ponte qui la suit immédiatement, est si exceptionnel que, malgré bien des recherches, deux exemplaires parfaits seulement ont pu être observés.

Pour la commodité de l'exposé relatif à cette évolution ovarienne, je partirai du stade qui précède directement la ponte et qui est, par conséquent, immédiatement consécutif à l'état, essentiellement caractérisé par l'achèvement du grand accroissement des ovocytes de premier ordre, précédemment décrit.

a) Préparation et mécanisme de la ponte.

L'absence d'oviducte permettait d'inférer que la ponte de *Chthamophilus delagei* ne pouvait s'effectuer que selon des modalités sin-

gulières évidemment fort éloignées de celles qu'on connaît chez la Sacculine ou le *Peltogaster*. Même par rapport aux *Thompsonia* qui sont également dépourvus d'oviducte, *Chthamalophilus* offre une grande originalité quant à son mécanisme de ponte : en effet, chacun des sacs externes des *Thompsonia* ne donne qu'une ponte unique, qui paraît bien, d'après les travaux de Häfele et de Potts, se développer *in situ*, alors que, chez *Chthamalophilus*, un nombre assez élevé de cycles d'incubation se succèdent dans un même sac extérieur.

Le problème biologique posé par la ponte du *Chthamalophilus* est donc double : il faut expliquer tout d'abord comment se réalise l'émission, dans la cavité incubatrice, des ovocytes enfermés dans un ovaire parfaitement clos et voir, en second lieu, comment s'effectue la réparation de l'épithélium ovarien qui doit rendre à l'ovaire son intégrité préalable.

Si on examine des *Chthamalophilus* parvenus à un stade de leur cycle d'incubation un peu postérieur à celui qui vient d'être décrit, et dont les larves sont sur le point d'être libérées, on constate que les ovocytes, toujours enfermés dans la région marginale de l'ovaire, ont atteint la taille à laquelle ils seront pondus ; leur pôle animal est toujours coiffé d'une cellule compagne. Cependant, les cellules accessoires localisées à ce niveau se sont histolysées, et les ovocytes mûrs semblent baigner assez librement dans le liquide résultant de leur fonte.

Peu après, la sortie des cypris libère rapidement la cavité incubatrice. L'ovaire dispose tout à coup de possibilités d'expansion considérables et tend à occuper tout le volume correspondant à la cavité incubatrice vide. Finalement, celle-ci devient presque virtuelle, l'épithélium ovarien venant s'appliquer contre l'épithélium interne de la paroi du sac extérieur (Pl. VI, 1). Corrélativement, les cellules de l'épithélium ovarien s'aplatissent considérablement, au point d'apparaître sur coupes, comme de véritables rubans ; leur noyau, démesurément étiré, dont le nucléole demeure cependant bien visible, détermine une sorte de hernie sur le contour de la cellule.

A ce moment, les ovocytes sont beaucoup moins tassés les uns contre les autres, et la plupart de leurs cellules compagnes ont déjà dégénéré. Les ovocytes sont tous sortis de l'état quiescent ; beaucoup d'entre eux ont même atteint le stade métaphasique de la première division de maturation, alors que d'autres poursuivent la prophase de cette division.

Du fait de la dilatation du sac ovarien, une séparation plus évidente se marque entre la génération des ovocytes mûrs et la génération d'ovogonies qui lui succédera immédiatement. On peut d'ailleurs reconnaître dans l'ovaire, en profondeur par rapport à la couche d'ovocytes qui sont sur le point d'être pondus et fécondés, trois territoires qui annoncent ceux que l'on retrouvera lors du cycle suivant : à proximité du conjonctif mésentérique, certaines des ovogonies primordiales entrent en division et on observe, soit, ce qui est le plus fréquent sur les préparations, des cellules en prophase dont le noyau très dilaté montre des chromosomes filamenteux, soit des figures métaphasiques ou anaphasiques. Ces mitoses, qui assurent évidemment la pérennité de la lignée ovogénétique, donnent naissance à des cellules dont les dimensions demeurent très supérieures à celles des ovogonies appelées à subir la phase d'accroissement. Le gradient de taille que

présentent ces cellules montre que plusieurs divisions doivent se succéder. Au-dessus de cette zone profonde, s'étend une zone étroite constituée d'ovogonies, pour la plupart en prométaphase et identiques en tout point à celles qui ont été signalées dans la description type de l'ovaire. Enfin, au voisinage des ovocytes mûrs s'observe une couche d'ovogonies de dernière génération, dont le noyau est à l'état quiescent et qui commencent à se charger de granules vitellins ; ces granules sont, à ce stade, peu nombreux par ovocyte (1 à 5), mais présentent déjà la même taille que ceux des ovocytes mûrs.

Entre la génération d'ovocytes mûrs et la génération d'ovocytes en début d'accroissement, commence à apparaître un épithélium de néoformation, qui constituera le nouvel épithélium ovarien dès que la ponte sera effective (Pl. II, 2). A l'origine, les cellules qui le constituent se présentent sous forme d'îlots discontinus, apparemment disposés de façon anarchique ; cependant, la présence constante de certains de ces amas cellulaires histologiquement reconnaissables (cellules de grande taille, arrondies, à cytoplasme alvéolaire, possédant un noyau de forme variable, rond, ovoïde ou lobé, mais toujours multinucléolé et dont la chromatine est dispersée dans le suc nucléaire en fines granulations poussiéreuses) dans la région où l'épithélium interne de la cavité incubatrice se réfléchit pour tapisser l'ovaire, autorise à penser que les cellules du nouvel épithélium proviennent d'une prolifération localisée de l'épithélium interne du *Chthamalophilus*. Certaines de ces cellules se retrouveront à l'intérieur de l'ovaire futur, tandis que d'autres, régularisant leur agencement, formeront le revêtement unistratifié de cet ovaire.

Enfin, très peu après ce stade, l'ancien épithélium cède sous la poussée ovocytaire et les cellules qui le composaient s'histolysent rapidement.

Ce processus de ponte explique certains faits apparemment aberrants.

Il arrive assez souvent qu'à l'intérieur d'une ponte fraîchement émise, on observe la présence, à côté des ovocytes mûrs, d'ovocytes venant juste d'entrer dans leur phase d'accroissement et qui sont évidemment voués à une dégénérescence rapide.

Inversement, des ovocytes mûrs demeurent parfois enfermés dans l'ovaire futur. J'ai même constaté, une fois, qu'un tel ovocyte avait été fécondé et était entré en segmentation dans l'ovaire, ce qui s'explique par le fait que la nouvelle paroi ovarienne n'est pas toujours complètement achevée au moment où les spermatozoïdes sont libérés.

b) L'ovaire après la ponte.

Examiné aussitôt après une ponte, l'ovaire présente, du côté de la cavité incubatrice, une surface aplatie, limitée par les cellules cubiques, encore mal ordonnées, qui constituent son nouvel épithélium (Pl. II, 3). J'ai déjà signalé que, lors de la mise en place de ces cellules, une partie d'entre elles, au lieu de participer à l'édification de l'épithélium nouveau, se trouvaient intégrées à l'ovaire (Pl. II, 4). Leur ressemblance avec les cellules ovariennes accessoires décrites plus haut est très remarquable : elles présentent les mêmes caractères histologiques et ne subissent jamais de multiplication ; il est très probable

qu'elles sont en fait à l'origine de l'ensemble des cellules accessoires de l'ovaire. Il semble d'ailleurs que l'afflux intra-ovarien de telles cellules se poursuive après la régénération intégrale de l'épithélium, si bien qu'elles finissent par constituer un véritable tissu de remplissage, d'une telle importance qu'il permet à l'ovaire de recouvrer peu à peu sa forme sub-sphérique.

Elles subissent très vite une évolution extrêmement curieuse. D'abord isolées, du fait de leur origine, elles prennent une forme étoilée, entrant en contact les unes avec les autres par leurs prolongements. Elles ne sont le siège d'aucun cycle sécrétoire typique ; dans leur cytoplasme spongieux apparaissent cependant des granulations de taille variable et de forme très irrégulière, colorables en vert par la trichromique de Prenant et en bleu par celle de Masson, dont je n'ai pu préciser encore la nature exacte, mais qui résultent sûrement d'une condensation progressive du cytoplasme et constituent une forme de dégénérescence. Corrélativement, le noyau entre en caryolyse : sa chromatine, de moins en moins colorable, se réduit à un croissant de plus en plus mince, tandis que les nucléoles s'effacent et que la membrane nucléaire elle-même s'estompe. Finalement, le noyau se désagrège et les contours de la cellule disparaissent : bientôt il ne reste plus à sa place qu'une flaque d'une substance homogène qui s'étale entre les éléments voisins persistant encore, et qui subiront peu après la même dégénérescence.

Il faut noter que des gouttettes d'inclusions peuvent également être observées dans les cellules de l'épithélium ovarique ; ces granulations témoignent peut-être d'une activité sécrétoire précoce.

Ces phénomènes se poursuivent rapidement pendant que s'effectuent la fécondation, puis le début de la segmentation de la ponte récente.

Avant même que l'épibolie des embryons soit achevée, le tissu interstitiel de l'ovaire a presque complètement disparu : il est remplacé par une substance homogène, durcie par la fixation, striée par le rasoir, rétractée en feston à sa périphérie, l'aspect d'ensemble rappelant celui des sécrétions thyroïdiennes (Pl. II, 5).

Le grand accroissement des ovocytes de la prochaine ponte se poursuit tandis que cette substance se résorbe, les ovocytes occupant à mesure l'espace devenu libre (Pl. II, 6). Entre eux ne subsistent que quelques cellules accessoires qui attendront, pour dégénérer à leur tour, que la nouvelle ponte soit sur le point d'être émise.

Le rôle nourricier de ces produits de fonte des cellules accessoires dans l'accroissement des ovocytes paraît donc évident.

Il faut remarquer qu'un processus de dégénérescence identique à celui qui vient d'être décrit précède la première ponte des individus juvéniles.

Delage, qui a regardé et coupé des Sacculines à tous les stades, ne décrit rien de semblable. Cependant, Pérez (1930, 1935) signale que, dans l'ovaire jeune de *Chlorogaster*, « on observe, au voisinage immédiat des cellules en division caryocinétique, des plages de dégénérescence, des enclaves diverses représentant évidemment des débris d'ovocytes en voie de résorption phagocytaire dans le plasmode ovarien », et que « les mêmes processus s'observent d'ailleurs chez les autres Rhizocéphales ». Cette

remarque montre qu'une évolution ovarienne assez comparable à celle de *Chthamophilus* doit intervenir chez les Rhizocéphales classiques où il serait intéressant de l'analyser.

B. - TESTICULE.

Bien que l'hermaphrodisme soit un des caractères considérés classiquement comme fondamental des Rhizocéphales, reconnu depuis longtemps pour certaines familles et progressivement mis en évidence pour d'autres familles ou genres dont le testicule avait échappé aux premières investigations, les problèmes de la sexualité de ces parasites comptent parmi les plus redoutables et les plus passionnants de leur biologie. Ils résultent, pour une part essentielle, des difficultés exceptionnelles que soulèvent l'observation de la lignée spermatogénétique et l'interprétation du fonctionnement testiculaire, remarquablement riche en particularités variées suivant les genres étudiés.

Pour ces raisons, j'ai été amenée à réserver, dans mon travail, une place toute spéciale à l'étude du testicule, très aberrant dans son évolution, de *Chthamalophilus delagei*.

Avant de l'aborder, il semble nécessaire d'exposer, dans un bref résumé historique, l'évolution et la diversité des problèmes concernant la sexualité des Rhizocéphales, et de retracer ainsi, pour ces questions, le contexte dans lequel s'inscrivent mes propres résultats.

Dès 1861, Lilljeborg, en même temps qu'il découvre, chez *Peltogaster*, les testicules, constate, sur un jeune individu, qu'un squelette de cypris est fixé au cloaque : il le considère, évidemment à tort, comme la dépouille de la larve qui a donné naissance au *Peltogaster*.

En 1863, Fritz Müller fait indépendamment des observations concordantes et, guidé par la présence constante de plusieurs dépouilles péricloacales, les interprète comme les restes de mâles larvaires ou complémentaires.

Vingt ans plus tard, Delage, dans son « Evolution de la Sacculine », aborde à nouveau ce sujet. Il voit (p. 659) que « toutes les jeunes Sacculines sont munies à un moment donné » de « nombreuses cypris fixées toutes de la même manière » au cloaque, et bien qu'il n'ait, pas plus que ses prédécesseurs, rencontré ces cypris à l'état vivant, il adhère à l'opinion de Müller qu'il développe longuement. Il exclut l'hypothèse émise par Giard d'une fixation fortuite de ces larves et pense qu'elles assurent la fécondation de la première ponte des Sacculines : les testicules de jeunes Sacculines externes sont en effet « absolument obturés par un bouchon chitineux » qui interdit toute émission de spermatozoïdes « tant qu'une mue de la cavité incubatrice » n'a pas eu lieu ; cette mue n'intervenant qu'après la première émission de nauplii, la première ponte ne peut être fécondée que grâce à l'intervention des mâles cypridiens. Elargissant le débat, Delage (p. 704) interprète l'hermaphrodisme des Rhizocéphales comme une adaptation intervenue secondairement pour suppléer aux difficultés de fécondation inhérentes à la biologie de ces parasites et assurer l'avenir de

leurs générations successives. Les mâles cypridiens seraient, pour Delage, un vestige du gonochorisme ancestral, et il propose, en conséquence, de les nommer mâles primordiaux plutôt que mâles complémentaires.

En 1906, Smith, dans son mémoire sur les Rhizocéphales, après avoir suivi pendant leur vie et immédiatement après leur mort des cypris qu'il interprète comme mâles complémentaires, affirme au contraire qu'elles ne sont pas fonctionnelles et que l'autofécondation est la règle invariable chez *Sacculina* et *Peltogaster*.

Reinhard, en 1942, est le premier à signaler la transformation de cellules des mâles complémentaires en spermatozoïdes, après leur injection dans la cavité palléale de *Peltogaster paguri*. Il pense cependant, comme Delage, que la première ponte est seule fécondée par ces spermatozoïdes étrangers à l'individu.

Au cours de ces toutes dernières années, Ichikawa et Yanagimachi (1958, 1960), puis Yanagimachi (1961 a et b) se sont efforcés d'analyser le problème de la fécondation chez *Peltogasterella gracilis* (Boschma) (syn. : *Peltogasterella socialis* Krüger). Selon les auteurs japonais, le testicule de cette espèce est en fait constamment stérile ; il joue exclusivement le rôle d'un réceptacle séminal dans lequel les cellules injectées par les mâles larvaires trouvent les conditions favorables à leur évolution spermatogénétique. Les femelles pondent, les unes exclusivement de gros œufs produisant de grandes cypris fonctionnant toutes comme mâles larvaires, les autres exclusivement de petits œufs se développant en petites cypris qui donneraient des femelles adultes, l'hermaphrodisme de l'espèce n'étant qu'apparent. Ces observations, et les illustrations qui les schématisent, constituent une documentation très précieuse.

Cependant, certains travaux indiscutables, et la confrontation des images histologiques que j'ai recueillies chez *Chthamalophilus* avec celles qui ont été publiées par Ichikawa et Yanagimachi, montrent que les conclusions de ces auteurs ne sauraient être généralisées à l'ensemble des Rhizocéphales.

Certaines difficultés apparaissent déjà à l'examen des aspects un peu théoriques du problème.

Il ne semble pas douteux que le testicule de certains Rhizocéphales classiques soit parfaitement fonctionnel. Duboscq, qui est le seul à avoir décrit cytologiquement la spermatogenèse d'un Rhizocéphale, chez *Sacculina carcini* (1901), ne formule pas la moindre réserve sur la réelle fertilité mâle de cette espèce. Il résulte de son travail et de celui des auteurs japonais que le testicule des Rhizocéphales pourrait, suivant les genres, être fonctionnel ou fondamentalement stérile.

L'hermaphrodisme ayant remplacé, au cours de l'évolution, un gonochorisme ancestral, il n'y aurait rien de surprenant à ce que l'on rencontre, dans l'ensemble des Rhizocéphales, des degrés divers de réalisation du testicule. Mais, si l'on peut suivre, dans certains groupes, les étapes de la régression d'un organe dont le fonctionnement a cessé d'être indispensable ou simplement utile à la conservation des espèces, on comprend mal qu'un organe naissant puisse échapper à une sélection éliminatrice jusqu'à ce qu'il ait trouvé, très secondairement, une affectation physiologique. Or, l'homologie du testicule de *Peltogas-*

terella avec celui des autres Peltogasteridae ou même des Sacculinidae ne saurait être mise en doute, et rien ne permet de croire à un retour de *Peltogasterella* vers une solution gonochorique. Comment, dès lors, expliquer que la réalisation d'une sorte de pro-testicule, servant seulement de support à des éléments germinaux secondairement injectés, ait pu se produire sans être initiée par la présence de cellules germinales ? L'embryologie des Peltogasteridae montre bien, en effet, que, malgré l'individualisation très tardive de la lignée germinale, l'apparition du canal déférent ne la précède pas, mais la suit et est probablement induite par elle.

En marge des Rhizocéphales les mieux connus, dont la biologie comporte encore bien des points obscurs, le genre *Thompsonia* apporte d'autre part la preuve que l'auto-fécondation stricte suffit à assurer la reproduction de certains Rhizocéphales.

Thompsonia a été interprétée comme une forme parthénogénétique jusqu'à ce que Reinhard et Stewart, en 1956 seulement, redécouvrent son testicule, déjà signalé par Häfele. Il ne s'agit d'ailleurs pas d'un organe présentant une structure classique et possédant des canaux déférents individualisés. Les cellules germinales, localisées dans l'épaisseur du manteau et à proximité de l'orifice palléal, entrent en multiplication. Au terme de leur évolution, les spermatozoïdes auxquels elles donnent naissance sont émis dans la cavité incubatrice. L'auto-fécondation ne fait ici aucun doute, l'orifice de ponte ne s'ouvrant que très tardivement, juste pour permettre la sortie des larves cypris.

Les difficultés de récolte des espèces du genre *Thompsonia* en font, sans contredit, un matériel de recherche assez précaire. Néanmoins, les renseignements fournis par Reinhard et Stewart sont suffisamment précis pour autoriser, au point de vue des processus de fécondation, un rapprochement entre ce genre et le genre *Chthamalophilus*.

Comme chez tous les Rhizocéphales, l'étude du testicule et de la lignée germinale mâle soulevait, chez *Chthamalophilus*, de grandes difficultés ; celles-ci n'ont pu être surmontées, même sur le matériel très riche dont je disposais, qu'au prix d'observations très longues et très nombreuses, qui m'ont conduite à la solution strictement objective exposée ci-dessous.

Cette solution ne saurait cependant, tant en raison de l'isolement systématique de *Chthamalophilus* que de la complexité évolutive du groupe, être étendue, sans vérifications approfondies, à d'autres espèces de Rhizocéphales.

Il serait superflu, si ce point de vue n'avait été malheureusement négligé dans bien des travaux sur la reproduction des Rhizocéphales, de souligner que l'observation des stades de la spermatogenèse fournit un support indispensable aux recherches poursuivies dans ce domaine.

Je décrirai tout d'abord la formation et la structure du testicule chez les individus juvéniles. Cette première partie de l'exposé m'obligera à supposer connus un certain nombre de faits qui ne seront établis que dans le chapitre réservé au développement ; mais tout autre plan aurait inévitablement amputé la démonstration que j'ai tenté de faire d'un de ses éléments essentiels, et il m'a semblé préférable de sacrifier la rigueur de la présentation à la logique de l'argumentation.

L'évolution du testicule adulte sera ensuite suivie au cours d'un cycle reproducteur, les étapes du développement embryonnaire m'ayant, comme pour l'étude de l'ovaire, servi de guide.

1. - Formation, structure et évolution du testicule chez les individus juvéniles.

Lors de l'éclosion du sac extérieur, l'organogenèse secondaire dont le nucléus a été le siège est loin d'être achevée. Il n'existe pas encore, à ce moment, de massif cellulaire différencié dans lequel on puisse reconnaître l'ébauche du testicule futur, et l'ovaire lui-même n'occupe pas encore sa position définitive. Il faut attendre que la migration ovarienne se soit réalisée pour apercevoir les premiers signes de développement de la gonade mâle, le diamètre du sac extérieur étant d'environ 0,3 mm. On voit alors, dans la région localisée à la base du canal mésentérique (qui n'est pas encore entré en communication avec l'extérieur), l'épaisseur de la paroi augmenter considérablement (Pl. III, 1 et 2).

Le massif cellulaire qui se constitue ainsi présente une structure constante ; on peut y distinguer schématiquement trois régions (Pl. III, 3 à 6).

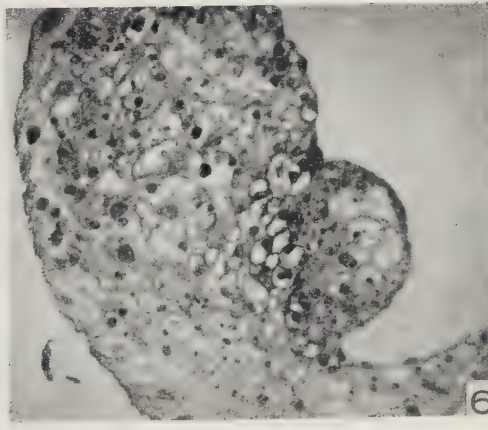
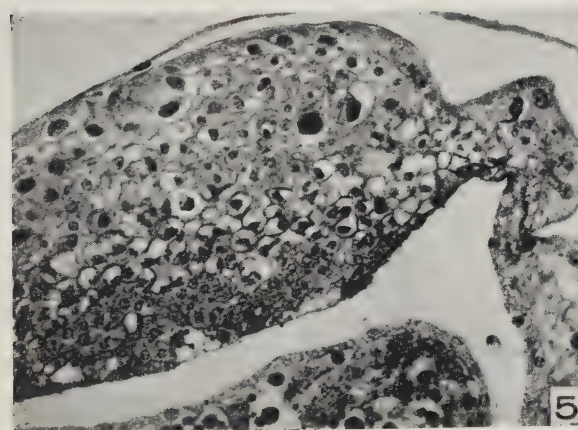
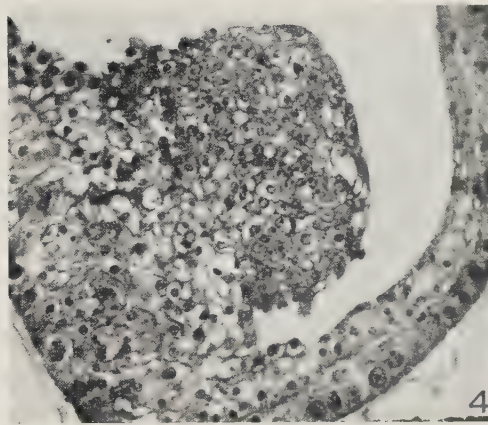
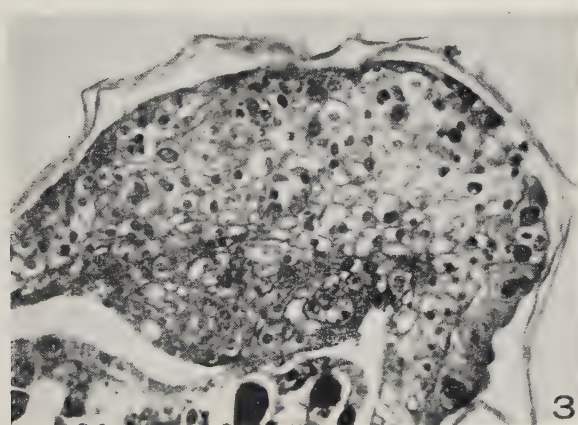
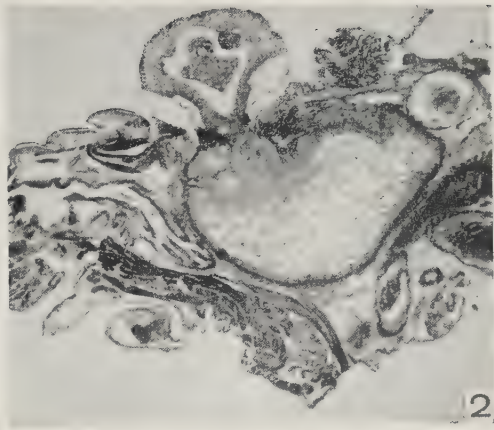
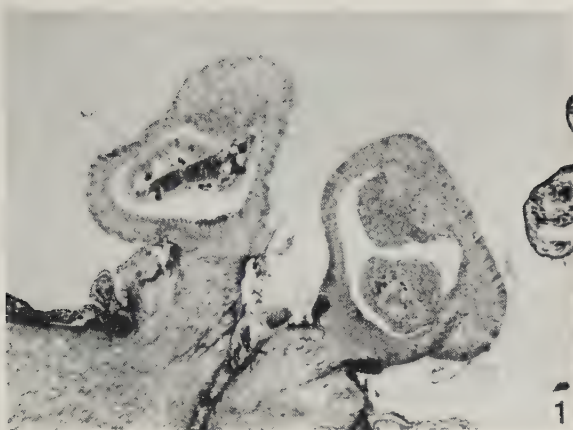
a) *Zone spermatogène.*

Les cellules superficielles situées sur la face interne de la paroi du sac extérieur, dont l'origine sera précisée lors de l'étude détaillée de l'évolution du nucléus, donnent en se multipliant une bande plus ou moins régulière et multistratifiée, parfois discontinue, de cellules de taille de plus en plus réduite. Ces éléments, qui appartiennent à la lignée spermatogénétique, correspondent pour la plupart à des spermatogonies en voie de division. Mais, en mélange avec ces spermatogonies, certaines cellules ont déjà subi la réduction chromatique et sont donc au stade de spermatocytes de deuxième ordre ; d'autres sont même parvenues au stade spermatide. Ces spermatides peuvent être libérées dans la cavité incubatrice où elles poursuivent leur évolution spermiogénétique. Le massif spermatogène est ainsi le siège d'une sorte de desquamation qui demeure d'ailleurs peu importante : elle est en effet entravée par la tendance que manifestent les cellules épithéliales banales, qui tapissent partout ailleurs la cavité incubatrice, à venir recouvrir le testicule juvénile : ces cellules de l'épithélium interne, grandes, aplaties, témoignant précocement d'une activité sécrétoire, ne sauraient en aucun cas être confondues avec les spermatogonies.

On peut observer parfois, plus profondément dans l'épaisseur de la paroi, des nids de spermatocytes occupant une position en apparence anormale. Des préparations favorables permettent de vérifier qu'il s'agit toujours, dans ces cas, de cellules superficielles amenées en profondeur par un plissement pariétal.

b) *Zone intermédiaire.*

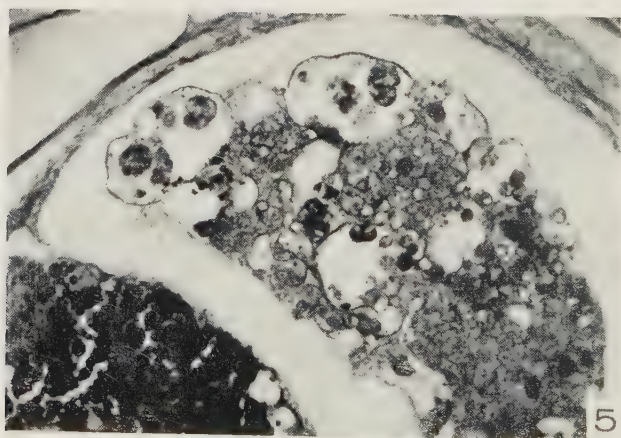
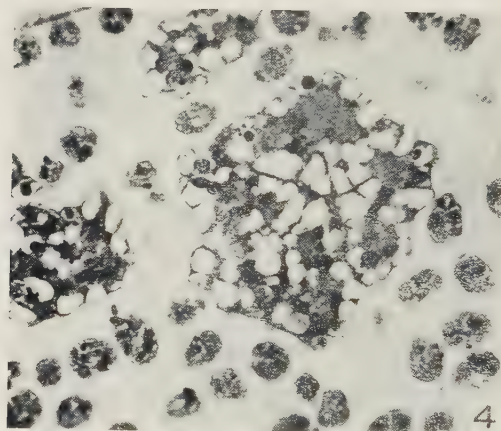
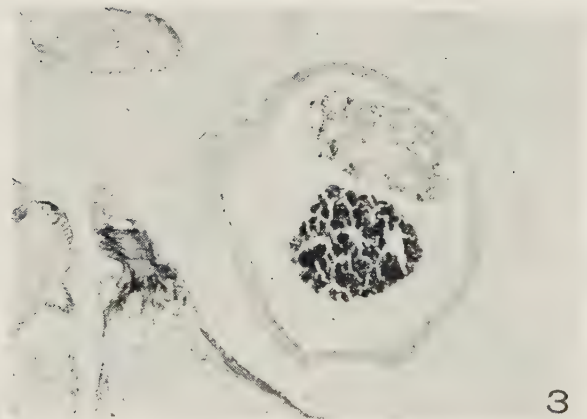
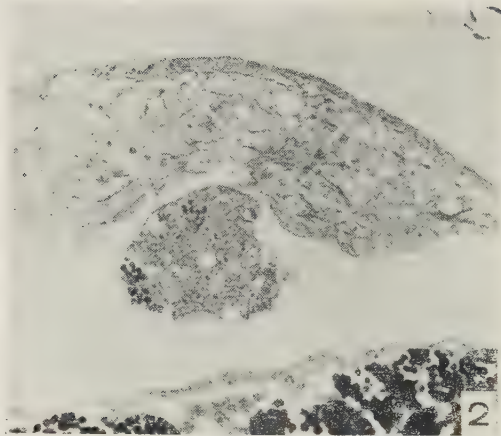
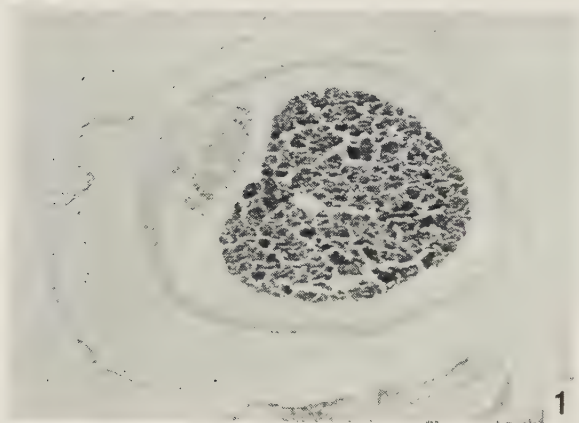
Au-dessous de cette zone presque exclusivement spermatogène s'étend une région, grossièrement parallèle à la précédente, faite de cellules présentant des caractères très différents. Les cellules, de forme



J. BOCQUET-VÉDRINE

PLANCHE III Formation du testicule juvénile.

- 1 et 2. — Développement du testicule juvénile sur la paroi du jeune sac extérieur.
1 : $\times 85$, 2 : $\times 50$.
3 à 6. — Structure du testicule juvénile. La superposition des trois zones est particulièrement nette dans la photographie 5 : $\times 350$.



J. BOCQUET-VÉDRINE

PLANCHE IV
Evolution du testicule juvénile.

- 1 et 2. — Testicule juvénile se détachant de la paroi. 1 : $\times 85$, 2 : $\times 350$.
3. — Testicule encore massif, mais cependant déjà détaché de la paroi. $\times 85$.
4. — Aspect définitif du testicule, qui s'est fragmenté en îlots spermatogènes. $\times 120$.
5. — Détail d'un testicule jeune avant sa fragmentation, montrant l'apparition des grandes cellules nourricières. $\times 350$.

régulière, de contour arrondi, y sont un peu plus grosses que les plus grandes spermatogonies ; leur noyau ovoïde, dont la chromatine est poussiéreuse, occupe une position excentrique : leur nucléole, petit, unique, est plaqué contre la paroi nucléaire. Une vacuole, optiquement vide après fixation au Bouin, creuse souvent le cytoplasme qui est alors localisé contre la paroi cellulaire et à la périphérie du noyau.

c) Zone profonde.

Plus profondément encore, on observe de très grandes cellules (20 μ), souvent allongées, mais dont la forme est beaucoup plus variable que celle des cellules de la zone intermédiaire. Leurs noyaux sont énormes, lobés ou digités, chaque lobe ou doigt contenant souvent un nucléole. Leur cytoplasme englobe des enclaves de plus ou moins grande taille et présente parfois des figures de striations concentriques périnucléaires. Ces cellules profondes s'apparentent, par leur structure et par leur taille, aux cellules nourricières qu'on observe dans le testicule adulte.

Aucune multiplication ne semble se produire dans ces deux dernières catégories cellulaires ; il est probable que les cellules qui constituent les régions intermédiaire et profonde du testicule juvénile dérivent de cellules pariétales interposées entre les épithéliums interne et externe ; ces derniers éléments, qui donneront ultérieurement le conjonctif et la musculature, conservent en effet à ce stade des caractères embryonnaires qui leur confèrent encore, sans aucun doute, des potentialités évolutives qu'ils perdront ultérieurement. Leur transformation très localisée doit sûrement être mise en rapport avec le drainage des substances nutritives nécessaires à la formation du massif spermatogène.

Les trois régions qui viennent d'être distinguées dans le testicule juvénile ne sont pas toujours aussi nettement tranchées que pourrait le faire croire la description qui vient d'en être donnée. En effet, le développement des trois catégories cellulaires définies ci-dessus n'est pas rigoureusement simultané, la multiplication des spermatogonies, en particulier, intervenant postérieurement à la différenciation des cellules sous-jacentes. Il en résulte que la disposition d'ensemble la plus typique, avec ses trois zones superposées bien distinctes, n'est réalisée que pendant un temps assez court de l'ontogenèse tardive du parasite.

Le plus souvent, on observe, à la limite de ces régions, une zone frontière d'interpénétration plus ou moins poussée : en particulier, des cellules de la région intermédiaire se rencontrent sporadiquement parmi les cellules reproductrices superficielles ou mélangées aux éléments profonds.

Le stade d'évolution ultérieur du testicule juvénile se rencontre chez des parasites dont les sacs extérieurs sont beaucoup plus gros, leur diamètre atteignant 0,45 mm. Le développement intensif de la zone spermatogène entraîne rapidement la formation, dans la cavité incubatrice, d'une sorte de hernie testiculaire qui ne cesse de grossir, devenant très importante, et dans laquelle passent progressivement toutes les cellules de la région intermédiaire. Ce phénomène s'accroissant, il en résulte bientôt l'individualisation d'une vaste évagination

testiculaire, aux contours souvent irréguliers et parfois même déchiquetés, dont la base se pédiculise peu à peu (Pl. IV, 1 et 2) ; pendant ce temps, les éléments géants de la zone profonde disparaissent progressivement et la paroi du sac extérieur reprend localement son épaisseur normale.

Au cours de la prolifération très active des cellules spermatogènes, celles-ci ont donné naissance à des amas globuleux que séparent les uns des autres des cellules de la zone intermédiaire participant à l'édification du testicule. On peut alors reconnaître dans le testicule tous les stades de la spermatogenèse, les spermatides, pour la plupart non encore libérées, étant souvent très nombreuses. A ce stade, l'orifice extérieur du canal mésentérique n'est pas encore percé, mais, dans l'ovaire, l'enrichissement en vitellus des ovocytes qui constitueront la première ponte est déjà très avancé.

J'ai pu recueillir un nombre relativement élevé d'individus ayant atteint cet état, ce qui montre que cette phase de l'évolution du testicule doit être particulièrement lente.

Le passage de l'état juvénile à l'état adulte est marqué par l'émission de la première ponte dans la cavité incubatrice du *Chthamalophilus*. Il semble que celle-ci n'ait lieu qu'après le percement définitif du canal mésentérique : l'ouverture extérieure de ce canal était bien apparente sur tous les individus examinés qui contenaient une ponte et dont le testicule, bien que déchiqueté sur les bords, conservait encore son aspect indivis de gonade juvénile. En dépit de ce fait, il ne semble pas douteux que la première ponte, le plus souvent peu importante d'ailleurs, soit bien autofécondée : on ne rencontre jamais, ni à ce stade, ni aux stades antérieurs ou postérieurs, de cypris vivantes ou de dépourilles cypridiennes fixées sur les lèvres cloacales ou en n'importe quel point du parasite extérieur.

2. - Le testicule chez l'adulte et l'évolution de la lignée spermatogénétique au cours d'un cycle reproducteur.

La formation tardive du testicule juvénile, qui résulte donc d'une sorte de bourgeonnement des cellules sexuelles mâles en un point déterminé de la paroi de la cavité incubatrice, est déjà le résultat d'un processus assez singulier. Néanmoins, ce testicule, malgré l'absence de canal déférent, conserve encore, dans son ensemble, une allure banale.

Les changements structuraux qui interviennent très rapidement après la première ponte vont à tel point altérer son aspect que le rapprochement des testicules adulte et juvénile aurait pu paraître très hasardeux, si la connaissance de toutes les étapes de cette transformation ne démontrait le bien-fondé de cette interprétation.

Les étapes de la spermatogenèse seront décrites en même temps que l'évolution qui conduit le testicule à son état définitif.

2 A. - Passage du testicule juvénile au testicule adulte.

Le passage du testicule juvénile au testicule adulte est marqué :
a) par la séparation définitive du testicule de la paroi où il a

pris naissance ; il ne subsiste dès lors aucun indice de l'origine pariétale du testicule (Pl. IV, 3).

b) par une fragmentation en îlots de tailles variables de la masse spermatogène initialement indivise ; complètement isolés les uns des autres, ces massifs spermatogènes, dont le nombre n'est pas constant, flottent librement dans la cavité incubatrice (Pl. IV, 4).

Après la première ponte, le testicule, qui en a assuré la fécondation, apparaît parfois comme déjà complètement isolé de la paroi, tandis que, dans d'autres cas, il reste encore relié à celle-ci ; mais sa dislocation est presque toujours très manifeste dès ce stade. En effet, la première phase d'activité réelle du testicule a entraîné la fonte partielle de certaines régions spermatogènes ; celle-ci est à l'origine de la subdivision du testicule en amas assez irréguliers qui acquièrent peu à peu leur structure définitive. Chaque groupe de cellules germinales est entouré de cellules de grande taille à cytoplasme alvéolaire et dont le noyau, très gros, est arrondi (Pl. IV, 5) ; ces cellules évoluent rapidement vers des formes aberrantes qui rappellent les cellules de la zone profonde du testicule juvénile et dont la description détaillée sera reprise dans les pages qui suivent. Elles représentent évidemment des cellules nourricières et sont probablement homologues de celles que Duboscq (1901) a décrites chez la Sacculine. Leur origine est difficile à établir avec certitude ; il ne semble pas qu'elles puissent provenir d'une transformation tardive des cellules de la zone intermédiaire du testicule juvénile qui ont accompagné les cellules de la lignée germinale lors de la pédiculisation du testicule : on assiste en effet à la dégénérescence progressive de ces éléments somatiques, dont certains entrent en pycnose avant même que le testicule s'isole de la paroi. Il est plus vraisemblable que les cellules nourricières, qui ont évidemment perdu la faculté de se multiplier, dérivent des cellules sexuelles mâles, ce qui explique, d'une part, leur répartition régulière autour des îlots spermatogènes et, d'autre part, les aspects anormaux de certaines figures de division de ces cellules (fuseaux de divisions aberrants, dissymétriques ; présence d'une grande vacuole paraissant interrompre une partie des fibres fusoriales...).

2 B. - Evolution des formations testiculaires du *Chthamalophilus* adulte au cours d'un cycle de reproduction.

a) *Le testicule peu après la ponte.*

Si on examine sur coupes le testicule d'un individu adulte dont les embryons ne sont encore qu'au tout début de leur segmentation (stade 2 ou 4), on constate que les îlots spermatogènes sont le plus souvent rassemblés contre la paroi de l'ovaire. Cette disposition résulte, comme on le verra ci-dessous, d'une sorte de regroupement des amas testiculaires qui s'est réalisé à l'occasion de l'expulsion, hors de la cavité incubatrice, de la ponte précédente. Il est cependant aisé de s'assurer, par une dissection sommaire, que ces îlots ne présentent entre eux et avec la paroi de l'ovaire qu'une simple contiguité.

La structure des îlots spermatogènes, auxquels une enveloppe de grandes cellules nourricières confère, même à des faibles grossissements, un aspect morulaire, est constante (Pl. V, 1).

1° A la périphérie s'observent de très grandes cellules dont le contour apparaît arrondi lorsque l'îlot spermatogène est extrait de la cavité incubatrice, mais qui, sur coupes, présentent souvent un aplatissement de leur paroi superficielle. Leurs noyaux, régulièrement situés contre la paroi cellulaire orientée vers l'intérieur du massif, sont toujours très gros, souvent lobés, parfois digités. On y distingue constamment plusieurs nucléoles ou paranucléoles, généralement plaqués contre la membrane nucléaire, et dont la forme (arrondie, discoïdale, allongée...) et la taille sont extrêmement variables ; la chromatine est dispersée en très fines granulations. Le cytoplasme est localisé, en une couche assez mince, contre la membrane et autour du noyau, la région centrale de la cellule étant occupée par une vaste lacune dont le contenu présente, au Rouge Congo, la réaction des substances amyloïdes.

L'origine de ces cellules nourricières a déjà été discutée.

2° Sous la couche de cellules nourricières ou coincées entre ces cellules, on rencontre, en petit nombre d'ailleurs, de grandes cellules (10 μ) piriformes, arrondies ou fusiformes : leur évolution ultérieure montre qu'il s'agit de spermatogonies primordiales ; elles ressemblent d'ailleurs beaucoup aux ovogonies primordiales. Leur cytoplasme est riche en inclusions variées qui témoignent d'une activité métabolique intense. Leur noyau sphérique est à peu près central ; il contient un gros nucléole unique qui n'est jamais plaqué contre la paroi nucléaire. Au stade envisagé, la plupart des spermatogonies sont à l'état quiescent ; leur chromatine présente alors une répartition très analogue à celle des ovogonies primordiales.

3° Enfin, le centre des amas spermatogènes examinés peu après une ponte est soit vide, soit occupé par des spermatides ou même des spermatozoïdes mûrs, ces éléments étant parfois en voie de dégénérescence. Leur présence assez fréquente atteste que les îlots spermatogènes ont déjà fonctionné lors du cycle antérieur. Cette déduction, qui pourrait encore apparaître comme une hypothèse insuffisamment étayée, se trouvera parfaitement confirmée par la suite.

b) *Le testicule au cours de l'épibolie des embryons* (fig. 11 et Pl. V, 2).

Avant l'achèvement de la gastrulation des embryons incubés, on remarque, dans les massifs spermatogènes, que les spermatozoïdes et les spermatides qui en occupaient le centre et résultaient d'une activité antérieure du testicule se sont histolysés. Ce fait confirme qu'il s'agissait bien d'éléments résiduels, voués à disparaître sans avoir été utilisés, faute d'avoir été libérés en temps voulu.

Presque toutes les spermatogonies sont alors sorties de l'état quiescent. Certaines subissent une simple multiplication mitotique, appelée à assurer la conservation du stock spermatogonial, alors que d'autres, que l'on doit déjà considérer comme des spermatocytes de premier ordre, montrent toutes les étapes de la division méiotique (fig. 12, a à g). Les figures de diacinèse permettent de repérer six paires de chromosomes homologues, ce qui conduit à fixer à $n = 6$ la garniture chromosomique haploïde de *Chthamalophilus*. Lors de l'anaphase et de la télophase, on observe des images assez curieuses :

les chromosomes restent très courts et, le plus souvent, sont si serrés les uns contre les autres, en raison de l'étroitesse du fuseau, que leurs limites sont indiscernables ; les fibres fusoriales, de même que les asters, deviennent intensément chromatiques. De plus, les asters persistent longtemps après la cytodiérèse, figurant dans les cellules filles une image en ombrelle fort singulière (fig. 12, h, i).

Après l'achèvement de la télophase, dans les spermatocytes de



FIG. 11

Divisions de maturation dans le testicule de *Chthamalphilus*.

On remarque quelques spermatides résiduelles, le noyau lobé des grandes cellules nourricières et la forme aberrante des spermatocytes II en voie d'individualisation.

deuxième ordre, la chromatine demeure localisée au centre de chacun des noyaux nettement plus petits qui viennent de se reconstituer, en une masse unique, intensément colorable au point qu'il est impossible de préciser si un nucléole y réapparaît ou non. La répartition du cytoplasme entre les deux spermatocytes II étant très généralement inégale (fig. 11), il en résulte que la cellule la plus grosse présente souvent une forme assez irrégulière, montrant une sorte de bosse latérale.

c) *Le testicule au moment de la différenciation des antennules des embryons.*

Les amas testiculaires des *Chthamalophilus* dont les embryons, déjà allongés, en sont au stade de la différenciation des bourgeons antennulaires, permettent d'observer la phase suivante de l'évolution spermatogénétique.

La multiplication des spermatogonies et la division des spermatocytes I ont peu à peu comblé le vide central de l'îlot spermatogène (Pl. V, 3).

On note un bref retour à l'état quiescent des spermatocytes II ;

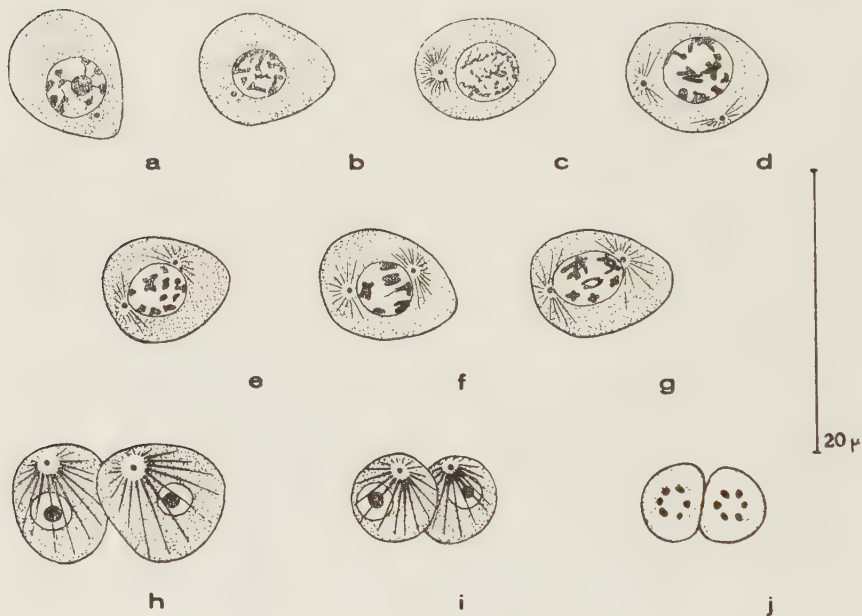


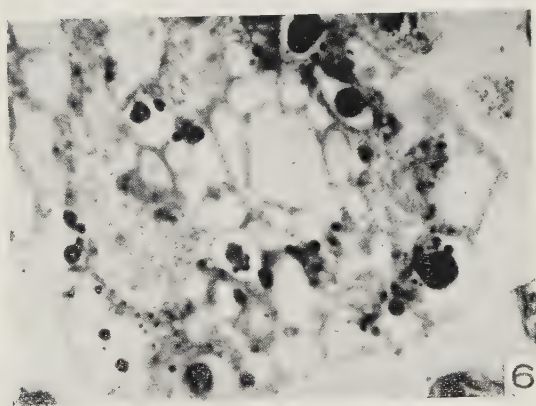
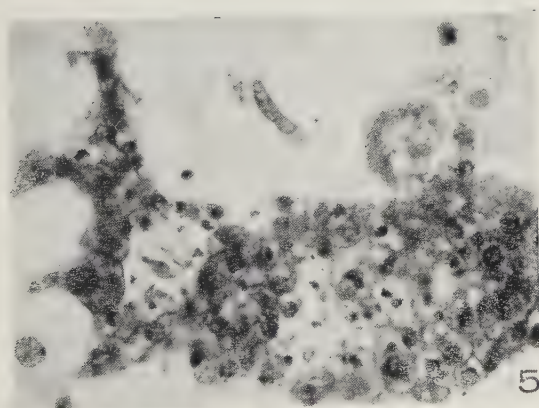
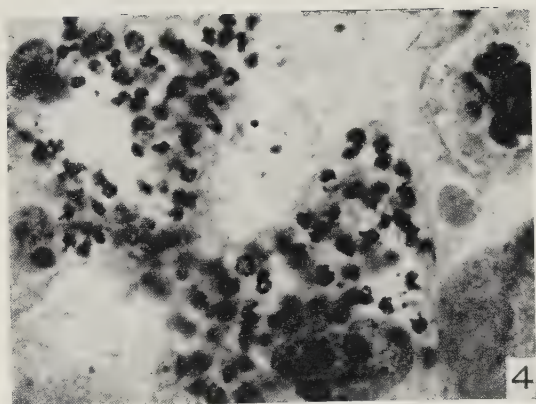
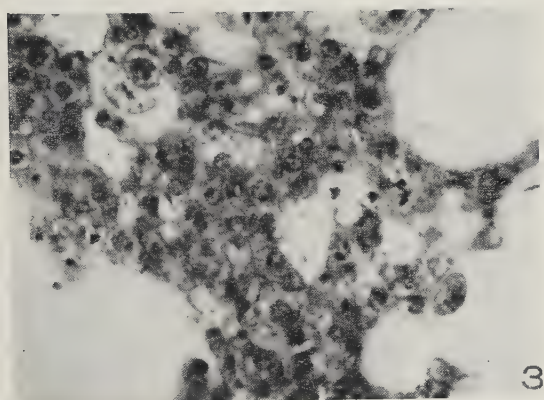
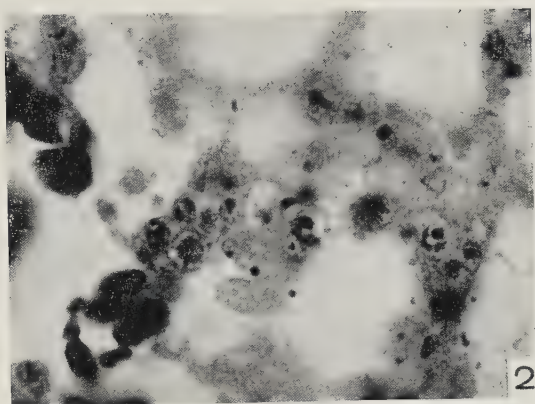
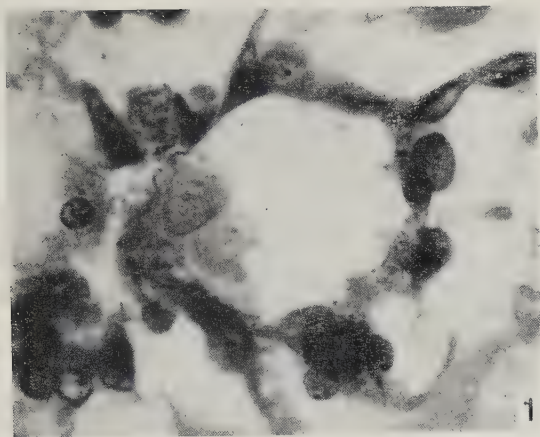
FIG. 12

Division réductionnelle dans la lignée spermatogénétique de *Chthamalophilus*. a à g, aspects de la prophase méiotique ; h et i, spermatocytes II avec figures en ombrelle ; j, plaques métaphasiques de la seconde division de maturation.

ceux-ci se présentent alors comme de petites cellules de taille régulière ($4\ \mu$), de forme polygonale, serrées les unes contre les autres, leur noyau montrant un nucléole bien distinct, généralement excentrique et leur chromatine étant répartie en amas inégaux dispersés dans le suc nucléaire.

Il faut cependant remarquer qu'à l'intérieur des massifs spermatogènes subsistent toujours quelques spermatogonies qui demeureront à l'état quiescent et assureront la pérennité de la lignée mâle.

Le rapport entre le nombre de spermatogonies primordiales et le nombre de spermatocytes II est relativement élevé, ce qui implique que certaines spermatogonies aient subi, avant leur transformation en spermatocytes de premier ordre, plusieurs divisions successives.

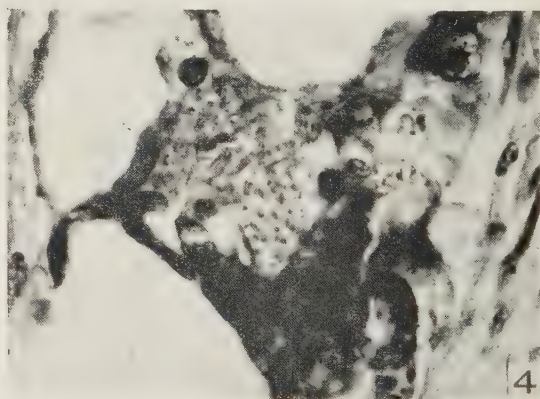
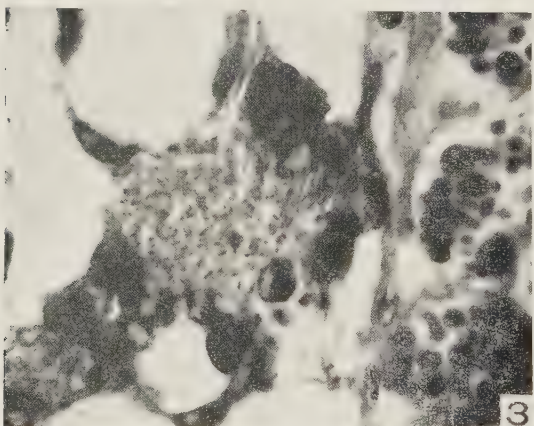
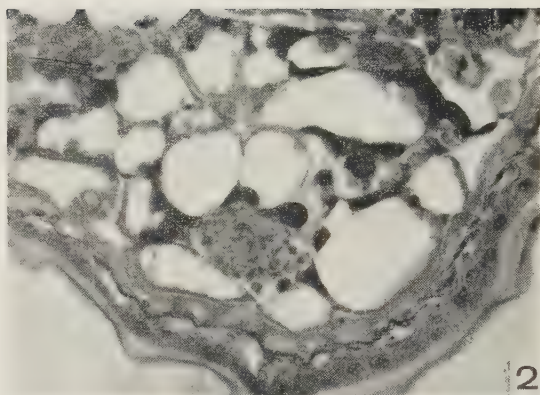
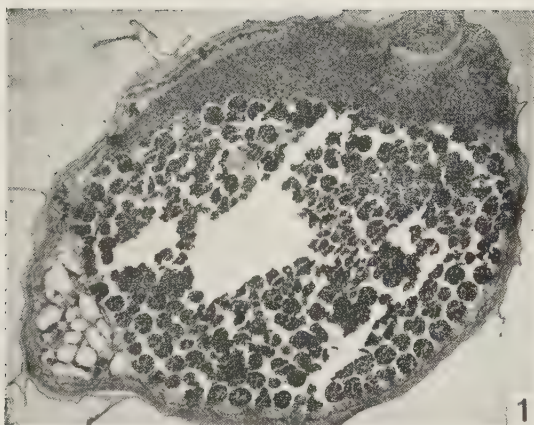


J. BOCQUET-VÉDRINE

PLANCHE V

Evolution cyclique des îlots spermatogènes chez l'adulte.

1. — Détail d'un îlot spermatogène peu après la fécondation d'une ponte. $\times 900$.
2. — Détail d'un îlot spermatogène dans lequel s'opèrent des divisions méiotiques. $\times 900$.
3. — Région centrale d'un îlot spermatogène, occupé par des spermatocytes II, à l'état quiescent pour la plupart. $\times 900$.
4. — Région centrale d'un îlot spermatogène dans lequel les spermatocytes II sont en cours de division. $\times 900$.
5. — Région centrale d'un îlot spermatogène dans lequel une partie des éléments sont au stade spermatide. $\times 900$.
6. — Îlot spermatogène dans lequel la spermiogenèse est en cours. $\times 900$.



J. BOCQUET-VÉDRINE

PLANCHE VI

Evolution du testicule entre la sortie des cypris et l'émission de la ponte suivante.

1. — Vue d'ensemble du sac extérieur. L'ovaire est dilaté, la cavité incubatrice est virtuelle. Les îlots testiculaires rassemblés n'ont pas été expulsés avec les cypris, mais sont demeurés à l'intérieur du sac, coincés entre l'ovaire et la paroi. $\times 90$.
- 2, 3 et 4. — Détail des îlots spermatogènes qui, à ce stade, sont remplis de spermatides ou de spermatozoïdes non encore libérés. 2 : $\times 350$, 3 et 4 : $\times 900$.

Les cellules nourricières persistent à ce stade, durant lequel elles semblent demeurer dans un état assez statique ; en particulier, on n'observe pas de diminution perceptible de leurs inclusions amyloïdes.

d) *Le testicule à la fin de l'organogenèse larvaire.*

La deuxième division de maturation ne s'observe que dans les massifs testiculaires d'individus dont les embryons en incubation achèvent leur organogenèse larvaire.

L'entrée en division de tous les spermatocytes II est à peu près simultanée dans tous les massifs spermatogènes d'un même parasite (Pl. V, 4). Des figures exceptionnellement favorables de métaphase permettent de confirmer le nombre de chromosomes de *Chthamalophilus* (fig. 12, j). Des difficultés techniques insurmontables, résultant d'une part de l'impossibilité de pratiquer *in toto* une fixation cytologique, et d'autre part de la trop grande fragilité des tissus qui ne supportent pas, à ce stade, une dilacération sur lame, m'ont empêchée de suivre l'évolution des organites cytoplasmiques.

Aussitôt après cette ultime division, les jeunes spermatides, dont les contours sont arrondis lorsqu'elles sont isolées, comme dans le testicule juvénile, forment le plus souvent des massifs à l'intérieur desquels les limites cytoplasmiques sont indiscernables (Pl. V, 5). Dans chacun de ces massifs d'apparence syncytiale, on ne distingue, au sein d'un cytoplasme clair, que des noyaux petits, au centre desquels la chromatine forme un amas globuleux ; près de chacun de ces noyaux se trouve un centrosome bien visible.

e) *Le testicule au moment où les cypris vont être expulsées de la cavité incubatrice.*

La spermiogenèse s'accomplit chez les *Chthamalophilus* dont les cypris sont sur le point d'être expulsées de la cavité incubatrice et se poursuit après cette expulsion jusqu'à la ponte suivante (Pl. V, 6).

Il est facile de réaliser à ce stade des frottis des amas testiculaires.

Dans le but de suivre l'évolution spermiogénétique, j'ai pratiqué d'une part des colorations au Feulgen (1) permettant de suivre avec sécurité les phénomènes nucléaires, d'autre part des colorations à l'hématoxyline ferrique de Heindenbain, après fixation aux vapeurs osmiques ou au Flemming sans acide acétique.

Le centrosome se dédouble précocement, alors que la spermatide est encore arrondie (fig. 13, a).

Le centrosome postérieur, ainsi individualisé, migre au pôle opposé de la spermatide. La division de ce centrosome postérieur n'est indiquée, sur les images que j'ai pu observer, que par une desmose paraissant unir le centriole distal, bien visible, à la paroi nucléaire, contre laquelle doit, en fait, se trouver un centriole proximal pratiquement indiscernable (fig. 13, c).

A partir de ce moment, la spermatide commence à s'allonger ;

(1) Je n'ai jamais pu obtenir, sur *Chthamalophilus*, de coloration au Feulgen après fixation au Bouin. J'ai dû avoir recours à un fixateur mis au point spécialement en vue de cette réaction, tel que le Serra.

corrélativement, on assiste à un changement de forme du noyau (fig. 13, d). La chromatine s'applique contre la membrane nucléaire et fournit alors soit des images de sphères creuses, soit des figures de cupules localisées au pôle postérieur du noyau ; quelquefois cependant, elle prend l'aspect d'un bâtonnet central court et épais. L'idiosome vient recouvrir le centrosome au pôle antérieur du noyau et sécrète un acrosome en forme de coiffe pointue. Les images cytologiques montrent des mitochondries condensées en deux nuages de chaque côté du noyau. Quelle qu'ait été sa forme intermédiaire, assez variable d'une spermatide à l'autre, celui-ci poursuit son évolution qui aboutira, dans tous les cas, à une même structure finale : il s'allonge considérablement, la lumière qui occupait parfois le centre de

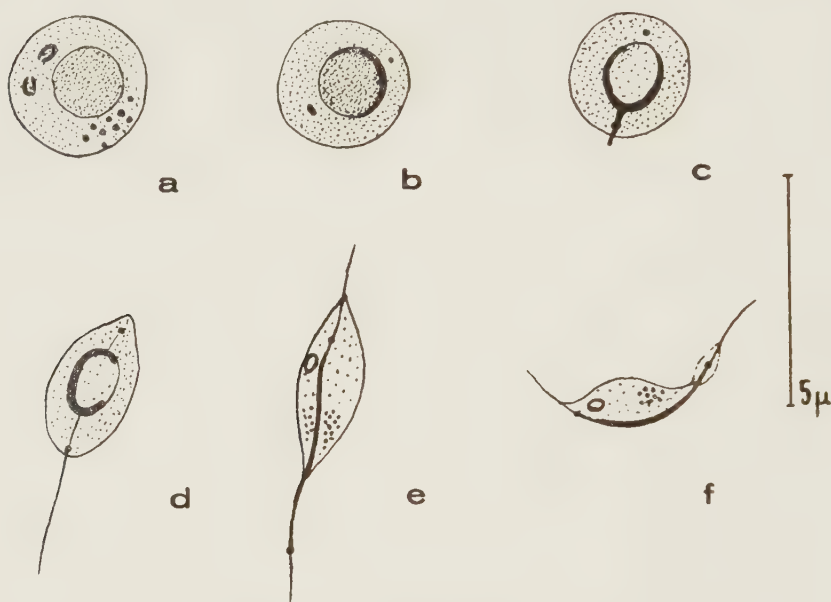


FIG. 13

Spermatides de *Chthamalus delagei*.

a, e, f, Vap. osm. H.F. ; b, c, d, Bouin, H.F.

la chromatine s'obturant au cours de cet étirement qui ne cessera de s'accroître jusqu'à la fin de la spermiogénèse.

Le reliquat de l'idiosome tombe dans le cytoplasme où il apparaît soit sous un aspect annulaire (fig. 13, e et f), soit, plus rarement, sous forme d'écaillés golgiennes séparées. Il abandonne ainsi, au pôle antérieur de la cellule, l'acrosome qui renferme le centrosome antérieur, celui-ci demeurant bien visible un peu au-dessus du noyau.

L'acrosome s'effile notablement, tandis que le centrosome antérieur engendre un stéréocil grêle. Simultanément, au pôle postérieur de la cellule, le centriole distal a donné un flagelle postérieur long et flexible qui paraît être dans le prolongement du noyau. Au cours des transformations précédentes, la spermatide prend une forme de navette.

Il semble que, dès ce moment, le centriole proximal ait déjà formé

un bâtonnet chromatique, bien visible chez les spermatozoïdes mûrs où il apparaît nettement comme une formation extra-nucléaire, très semblable à celle que Grassé et Tuzet ont bien mise en évidence chez *Balanus perforatus*. Sa présence à ce stade, dans les spermatides de *Chthamalophilus*, est cependant difficile à affirmer.

Les mitochondries se groupent bientôt au pôle postérieur du noyau, autour de la desmose, pour former un segment intermédiaire.

L'élimination du cytoplasme résiduel et du reliquat de Golgi qui y est inclus semble s'opérer en plusieurs temps et se faire, comme chez les Cirripèdes, de bas en haut.

Le spermatozoïde mûr, mobile et vermiforme, est long de 20 à 30 μ (fig. 14).

Il est constitué par une baguette assez épaisse, très allongée, colorable au Feulgen, qui représente le noyau. Antérieurement, ce noyau est prolongé par un stéréocil très fin, relativement court, à la base duquel persiste un grain assez volumineux qui représente l'acrosome. A la base du noyau s'observe une autre granulation que j'interprète comme le centriole proximal. Tout le long du noyau court un bâtonnet chromatique. Vers l'arrière, le noyau est prolongé par un segment intermédiaire ayant sensiblement même longueur que le noyau. Enfin, un flagelle postérieur fin, flexible, dont la longueur est difficile à mesurer, mais qui est relativement plus long que celui du spermatozoïde de *Balanus perforatus*, achève postérieurement le spermatozoïde de *Chthamalophilus*.

Il est important de signaler que l'on retrouve, pour les spermatides et les spermatozoïdes de *Chthamalophilus*, une polymégalie aussi importante que celle signalée par Grassé et Tuzet (1928, 1932) pour *Balanus*.

3. - La pérennité du testicule et les preuves de l'autofécondation. La libération des spermatozoïdes.

Si les observations précédemment relatées permettent l'étude de la spermatogenèse, elles ne résolvent que très incomplètement le problème de la reproduction du *Chthamalophilus*, envisagé sous son aspect biologique.

Chez les adultes dont la cavité incubatrice est pleine d'embryons, on n'assiste, à aucun moment, au bourgeonnement de nouveaux éléments spermatogènes sur la paroi où le testicule juvénile s'est diffé-



FIG. 14

Spermatozoïdes de *Chthamalophilus delagei*.
Bouin, H.F.

rencié. Mais un doute subsistait sur la pérennité exclusive des îlots spermatogènes formés chez le jeune parasite.

En effet, trois hypothèses, *a priori* également valables, pouvaient rendre compte de ce fait.

1° On pouvait supposer qu'un bourgeonnement identique à celui qu'on observe dans les formes juvéniles avait lieu entre la libération d'une ponte et la ponte suivante, les amas spermatogènes contenant les spermatozoïdes devenus mûrs au cours du cycle précédent étant évacués, en même temps que les cypris, hors de la cavité incubatrice.

Cette hypothèse était la plus rationnelle, puisqu'elle supposait seulement la reproduction cyclique d'un fait bien établi.

Néanmoins, un certain nombre d'observations la rendaient douteuse. La très grande rareté des *Chthamalophilus* adultes dont la cavité incubatrice est vide d'embryons permet d'affirmer que le temps compris entre la libération de cette cavité par les cypris et son envahissement par la ponte suivante est très court. Or, dans les nombreux individus dont la ponte est en début de segmentation, on ne remarque aucun indice de bourgeonnement pariétal et la différenciation des îlots testiculaires est toujours très poussée, certains de ces îlots contenant, à côté des spermatogonies en cours de multiplication, des spermatides et des spermatozoïdes qui ne peuvent appartenir qu'à un cycle antérieur.

2° Une seconde hypothèse consistait à supposer, à l'inverse de ce que Delage pensait en ce qui concerne la Sacculine, que la première ponte seule serait autofécondée chez *Chthamalophilus*, des mâles cypridiens assurant la fécondation des pontes suivantes.

Deux faits viennent à l'encontre de cette hypothèse.

Jamais on ne rencontre de cypris vivantes ou même de dépouilles de cypris fixées à l'orifice externe du canal mésentérique ; les cypris, bien que de tailles variables, présentent d'ailleurs toutes la même structure.

En second lieu, s'il arrive assez souvent que des cypris vivantes, non évacuées, coexistent avec la ponte suivante dans la cavité incubatrice, ces cypris résiduelles n'injectent jamais leur contenu dans la cavité ; elles sont au contraire vouées à une histolyse complète plus ou moins tardive. A cet égard, les cellules nourricières des îlots spermatogènes paraissent d'ailleurs jouer un rôle de nettoyage de la cavité en phagocytant ces cypris, comme elles phagocytent les œufs non fécondés.

3° Une troisième hypothèse rendait mieux compte des faits, mais aurait pu passer pour une vue de l'esprit si elle n'avait été scrupuleusement vérifiée par des observations répétées : le testicule juvénile, séparé de la paroi et secondairement scindé en îlots spermatogènes assure exclusivement, par sa pérennité, la formation de tous les stocks de spermatozoïdes nécessaires à la fécondation des pontes successives d'un même individu.

J'ai déjà signalé que la présence de spermatides et de spermatozoïdes à côté de spermatogonies en voie de multiplication, dans les îlots spermatogènes d'individus dont la ponte est récente, permettait d'inférer qu'un cycle spermatogénétique s'était déjà déroulé dans ces îlots.

Mais seul l'examen d'individus adultes dont la cavité incubatrice était totalement vide pouvait transformer cette hypothèse en certitude.

Les deux exemplaires correspondant parfaitement à ce stade rarissime, et qui m'ont déjà permis d'élucider le mécanisme de la ponte, fournissent en effet la preuve décisive que la première hypothèse doit être écartée, aucun bourgeonnement testiculaire ne se réalisant alors, et permettent d'établir la pérennité des îlots spermatogènes, le caractère hermaphrodite vrai du *Chthamalophilus* et la réalité de l'autofécondation.

Lors de l'évacuation des larves, les îlots testiculaires ne sont pas



FIG. 15

Très petit îlot testiculaire de *Chthamalophilus delagei* au moment où les spermatozoïdes vont être libérés.

rejetés. Leur volume, très supérieur à celui des cypris, leur forme globuleuse ne leur permettent pas de s'engager très loin dans le canal mésentérique dont la lumière est aplatie et étroite, et dont l'orifice extérieur est très petit. Cependant, les contractions de la paroi les entraînent, lors de l'expulsion des cypris, vers l'embouchure interne du canal, où on les retrouve, serrés les uns contre les autres, au niveau de la gouttière qui prolonge ce canal (Pl. VI, 1).

A ce stade, des spermatozoïdes mûrs ou des spermatides très évoluées occupent le centre des amas spermatogènes, dont ils sont encore prisonniers (Pl. VI, 2 à 4). La périphérie de ces îlots est toujours occupée par les cellules nourricières qui sont cependant à peu

près vidées de leur contenu amyloïde. Sous les cellules nourricières s'intercalent toujours des spermatogonies à l'état quiescent ; ces cellules, que l'on retrouve à tous les stades de la spermatogenèse, constituent évidemment les cellules souches qui assureront la fertilité mâle pendant toute la vie du *Chthamalophilus* (fig. 15).

Dans un cycle reproducteur, c'est à un stade un peu postérieur à celui qui vient de nous permettre d'établir la pérennité des îlots spermatogènes qu'intervient la libération des spermatozoïdes. Ceux-ci sont émis dans la cavité incubatrice alors que s'achève l'émission du premier globule polaire par les œufs récemment pondus.

Le processus par lequel les spermatozoïdes s'échappent des îlots spermatogènes où ils ont pris naissance et dans lesquels ils demeurent jusque-là enfermés n'est pas lié à la dissolution des membranes des cellules nourricières périphériques et n'entraîne donc pas de dislocation des amas spermatogènes. On constate en effet, un peu plus tard, que si le noyau de certaines cellules nourricières montre des signes de dégénérescence, la plupart de ces cellules gardent au contraire leur intégrité et paraissent bien susceptibles de continuer à jouer leur rôle dans un cycle suivant. Il est donc très probable que les spermatozoïdes mûrs et mobiles se frayent simplement un passage entre elles, sans nuire à la cohésion des îlots testiculaires.

4. - Comparaison avec les autres Rhizocéphales et conclusion.

On ne peut qu'être frappé par la ressemblance des îlots testiculaires, dont l'évolution vient d'être suivie, avec les formations spermatogènes qu'on peut observer dans les canaux déférents des autres Rhizocéphales et qu'il est classique maintenant d'attribuer à l'intervention de cypris mâles ayant injecté leur contenu dans la cavité incubatrice ; ces massifs spermatogènes, également autonomes, présentent une structure apparemment très comparable à ceux de *Chthamalophilus* : des cellules nourricières identiques en occupent la périphérie, les cellules sexuelles évoluant dans leur région centrale.

A la lumière des documents photographiques publiés par Ichikawa et Yanagimachi (1958, 1960), le rapprochement s'impose indéniablement.

Il est assez troublant cependant, qu'en dépit de leurs origines si radicalement différentes, des structures histologiques, à la fois aussi voisines et aussi singulières que celles observées chez *Peltogasterella* et *Chthamalophilus*, puissent se réaliser. Il ne semble pas que l'existence d'une souche ancestrale commune explique en rien une pareille convergence.

L'existence d'îlots spermatogènes, dont l'origine et la signification sont définitivement sûres chez *Chthamalophilus*, peut éclairer d'un autre jour le problème de la sexualité de certains Rhizocéphales.

En particulier, les prétendus mâles complémentaires de *Duplorbis*, très incomplètement connus par les travaux de Smith (1906) et de Nierstrasz et Brender à Brandis (1923, 1930), sont peut-être simplement de vraies formations testiculaires du parasite.

C'est, en tout cas, de *Thompsonia*, dont la ponte unique explique l'inutilité d'îlots spermatogènes, mais dont l'autofécondation est également certaine, que *Chthamalophilus* se rapproche le plus par la biologie de sa reproduction.

En conclusion, si l'ovogenèse et la spermatogenèse de *Chthamalophilus* sont sans doute très semblables à celles des autres Rhizocéphales, et n'offrent guère de traits originaux, la biologie sexuelle de *C. delagei* présente un certain nombre de particularités remarquables : processus de la ponte, isolement du testicule dans la cavité incubatrice et fragmentation de ce testicule en îlots spermatogènes pérennes, autofécondation stricte.

Le parallélisme chronologique régulier des cycles ovogénétiques et spermatogénétiques de *Chthamalophilus* pose en outre un problème biologique intéressant, tout se passant comme si une régulation interne imposait aux cellules reproductrices leur rythme de division et de différenciation progressive.

Il faut enfin remarquer que les îlots spermatogènes, ayant rompu tout lien anatomique avec la paroi, sont comme cultivés *in vivo* dans la cavité incubatrice de *Chthamalophilus* ; cette modalité biologique étonnante n'a évidemment rien de commun avec la simple survie, généralement courte, de spermatozoïdes mûrs dans les voies génitales femelles des animaux gonochoriques ; l'exemple de *Chthamalophilus* est toutefois moins aberrant que celui des Rhizocéphales classiques, chez lesquels des « cultures » analogues se réaliseraient à partir de tissu spermatogène implanté par un partenaire cypridien.

DEUXIÈME PARTIE

Cycle de développement de *Chthamalophilus delagei*

Comme chez tous les autres Rhizocéphales, la structure du sac extérieur de *Chthamalophilus* est le résultat d'une organogenèse secondaire intervenant assez tardivement dans le cycle de développement du parasite.

C'est à l'étude des deux organogenèses successives du *Chthamalophilus*, analyse qui permet une meilleure compréhension du parasite adulte et fournit un argument essentiel au sujet de la position systématique du genre, qu'est consacrée la seconde partie de ce mémoire.

Bien que je n'aie pu assister à la fixation de la cypris sur le Chthamale, le cycle de *Chthamalophilus* a pu être suivi sans hiatus, par une récapitulation des observations effectuées sur de très nombreux individus.

Le développement embryonnaire, après fécondation des œufs pondus dans la cavité incubatrice d'un adulte, se poursuit dans cet abri jusqu'à la réalisation d'une cypris très régressée, dont quelques cellules seulement, formant un nodule de cellules souches, seront déposées sur le tégument d'un Chthamale. Ce sont elles, et elles seules, qui seront à l'origine d'un nouveau parasite, complètement infère durant toute la première phase de son existence. Grâce au parasitisme externe du *Chthamalophilus*, j'ai pu recueillir une collection exceptionnellement riche de tels stades ; en effet, les jeunes parasites infères affleurent toujours à la surface de leur hôte et sont souvent visibles par transparence, au travers des téguments de celui-ci ; d'autre part, un opercule chitineux, de forme conique, tout à fait superficiel, sans aucun équivalent chez les autres Rhizocéphales, recouvre ces parasites infères presque dès le début de la phase parasitaire et facilite considérablement leur recherche.

Ce matériel m'a permis de suivre la différenciation du nucléus jusqu'à l'extrusion d'un jeune sac extérieur. Ce dernier est encore

loin de réaliser l'organisation adulte, mais, là encore, j'ai eu la chance, sur toute une série de jeunes *Chthamalophilus* extérieurs, de pouvoir suivre les étapes intermédiaires de cette ultime transformation.

En règle générale, les *Chthamalophilus* parcourent avec succès, et en dépit de légères variantes individuelles, la totalité de ce cycle complexe. Quelquefois cependant, j'ai rencontré des individus anormaux ; je décrirai brièvement les plus remarquables d'entre eux dans un chapitre particulier.

CHAPITRE IV

Embryologie descriptive de *Chthamalophilus delagei*

La cypris et son évolution

J'étudierai tout d'abord dans ce chapitre, bien qu'il ne s'agisse pas là de faits embryologiques à proprement parler, les phénomènes de maturation et de fécondation qui préludent à l'entrée de l'œuf en segmentation. La succession des stades embryologiques qui conduisent l'œuf indivis à l'état de larve cypris sera ensuite examinée. Dans une troisième subdivision, je donnerai une description de la cypris, simplifiée à l'extrême, du *Chthamalophilus*. Enfin, seront examinées chez la cypris âgée, les modifications qui préparent la phase parasitaire.

A. - MATURATION ET FÉCONDATION DE L'OVOCYTE.

Les phénomènes de maturation et de fécondation de l'ovocyte ont été suivis par Smith, sur *Peltogaster curvatus*, mieux que je n'ai pu le faire sur *Chthamalophilus delagei*. Cependant, les images que j'ai recueillies, beaucoup moins nombreuses, sont tout à fait identiques à celles qui ont été publiées par cet auteur.

La mitose préparatoire à l'élimination du premier globule polaire débute dans l'ovaire, très peu avant la ponte, juste avant la rupture de l'épithélium ovarique. J'ai pu l'observer sur un exemplaire dont la cavité incubatrice venait de se vider ; les cellules compagnes avaient pour la plupart complètement dégénéré ; les ovocytes étaient en métaphase, les fuseaux de division étant orientés presque parallèlement à la surface de l'ovocyte et étant toujours situés, en raison de la richesse en vitellus, en position très superficielle (fig. 16).

L'élimination du premier globule polaire n'a lieu qu'après la ponte effective. Ce premier globule polaire est une cellule toute petite, qui reste quelque temps accolée à la surface de l'ovocyte, contre laquelle

elle est aplatie. Il semble qu'il subisse lui-même assez rapidement une mitose, qui précède généralement sa disparition définitive.

L'élimination du second globule polaire suit immédiatement l'émission du premier, et se prépare sans qu'il y ait retour à l'état quiescent du noyau ovocytaire. Ce dernier apparaît d'ailleurs comme une sphère de petite dimension, au centre de laquelle la chromatine forme un peloton très colorable. Cette seconde mitose de maturation ne présente aucune particularité digne d'être signalée ; une fois individualisé, le deuxième globule polaire, également de très petite taille, persiste parfois très longtemps à la surface de l'œuf et peut même être occasionnellement retrouvé sur des embryons parvenus à un stade avancé de la gastrulation.

L'ovotide ayant achevé ses deux divisions de maturation est immédiatement fécondable. C'est une très petite sphère mesurant 35 à 45 μ de diamètre, relativement très riche en vitellus, le pronucleus femelle et le cytoplasme étant rejetés au pôle animal. Seules, parmi les Rhizocéphales, les *Thompsonia* ont des œufs de dimensions plus réduites (34 μ , d'après Potts).

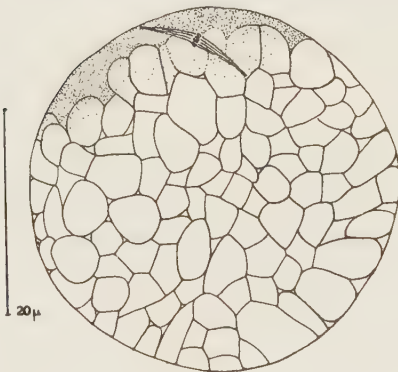


FIG. 16

Métaphase de la première division de maturation d'un ovocyte de *Chthamalphilus*.

Je n'ai pas eu la chance d'assister, comme Smith, à la pénétration du spermatozoïde ni à la formation de pronucleus mâle. Dans les stades les plus immédiatement consécutifs à la fécondation que j'aie pu observer, les pronuclei femelle et mâle étaient déjà indiscernables l'un de l'autre ; parfois très éloignés dans le cytoplasme, ils montraient en leur centre un amas chromatique. Peu après, les deux noyaux se rapprochent, en même temps qu'ils se dilatent considérablement et que leurs chromo-

somes se déroulent, apparaissant dispersés dans le suc nucléaire, au sein duquel un gros nucléole est également bien visible.

Les pronuclei montrent parfois, au moment où ils s'accolent, une lobation très nette qu'avait déjà figurée Smith chez *Peltogaster*. Aucun spermaster n'a pu être observé.

Il semble que la pénétration du spermatozoïde puisse se faire en un point quelconque de la surface de l'ovocyte. Comme Smith sur *Peltogaster*, j'ai parfois relevé, après la fécondation, un nombre de noyaux supérieur à deux (parfois trois et quelquefois quatre) à l'intérieur de l'œuf ; je ne pense pas que ce nombre excédentaire de noyaux soit imputable à une séparation des lobes des pronuclei ; il résulte plutôt d'une polyspermie, les pronuclei mâles surnuméraires étant appelés à dégénérer.

La membrane qui entoure les œufs en cours de segmentation ne devient visible qu'après la fécondation et correspond sans aucun doute à une vraie membrane de fécondation. Bien que l'épanchement d'un liquide périvitellin n'ait pu être mis en évidence, on peut noter qu'un

certain nombre de modifications dans la répartition du vitellus et du cytoplasme surviennent après la fécondation ; les granulations vitellines, nettement séparées dans l'ovocyte, où elles avaient conservé une taille bien régulière, tendent à confluer par endroits en plages plus étendues, tandis qu'une partie du cytoplasme paraît se porter à la périphérie de l'œuf.

Je n'ai pas assisté à la conjugaison des pronuclei. Le noyau qui en résulte est si gros (fig. 17, 1) que sa taille seule permet d'affirmer que l'on est en présence d'un œuf fécondé ; ce noyau, avant de subir sa première mitose de segmentation, montre un gros nucléole.

B. - EMBRYOLOGIE DE CHTHAMALOPHILUS DELAGE

Les connaissances actuellement acquises sur l'embryologie des Rhizocéphales sont étonnamment limitées. Il est cependant certain, d'après les travaux de F. Müller (1862), de van Beneden (1870), d'Abric (1904), de Smith (1906), de Ramult (1935) que, chez les Sacculinidae, les Peltogasteridae et les Lernaediscidae, la segmentation est totale et que les deux premières divisions de segmentation sont égales ; au-delà, les auteurs (Abric pour *Sacculina*, Smith pour *Peltogaster curvatus*) qui signalent des stades à 5 ou 7 cellules, probablement anormaux, n'apportent rien de précis et il est regrettable que Delage n'ait pas réalisé le désir qu'il exprimait, dès 1884, de reprendre l'étude de l'embryogénie de la Sacculine. Il n'y a pratiquement pas de figures du développement embryonnaire de la Sacculine (voir dans le traité de Bronns la figure 230, p. 232) ; les illustrations de Smith relatives à *Peltogaster* semblent au contraire très exactes. Mais cet auteur et, à sa suite, Shirase et Yanagimachi (sur *Peltogasterella*, 1957) ont interprété à tort la gastrulation comme embolique, alors qu'elle se fait manifestement, comme Krüger (1940) l'a bien compris, par un recouvrement épibolique des macromères.

Chez *Thompsonia* au contraire, la segmentation, décrite et schématiquement figurée par Potts, serait franchement inégale, en dépit de la très petite taille de l'œuf.

L'étude du développement embryologique du *Chthamalophilus* a été faite surtout d'après des montages *in toto* d'embryons extraits de la cavité incubatrice, la sériation des stades observés n'offrant aucune difficulté particulière ; les individus utilisés avaient été fixés au Bouin alcoolique ; leurs embryons ont été colorés dans une solution diluée dix fois d'hémalun de Mayer et montés ensuite dans l'alcool-glycérine (mélange 1/3 glycérine, 1/3 alcool, 1/3 eau) ; bien qu'elles ne soient pas permanentes, de telles préparations sont suffisamment durables pour permettre des observations soigneuses et la reproduction des images obtenues.

Il est impossible de conserver vivants, même pour un temps très limité, des embryons hors du parasite qui les incube, et de suivre ainsi leur développement *in vivo*. D'autre part, tous les embryons d'une portée se trouvant, ou presque, au même stade, on conçoit que l'étude embryologique du *Chthamalophilus* ait exigé la récolte et l'examen de plusieurs centaines de parasites.

I. - La segmentation et la gastrulation.

En raison sans doute de la très petite taille de l'œuf, et malgré l'abondance relative du vitellus, la segmentation est totale et égale jusqu'au stade 4.

Un premier plan méridien, qui correspond au plan de symétrie de la future cypris, divise tout d'abord l'œuf en deux blastomères

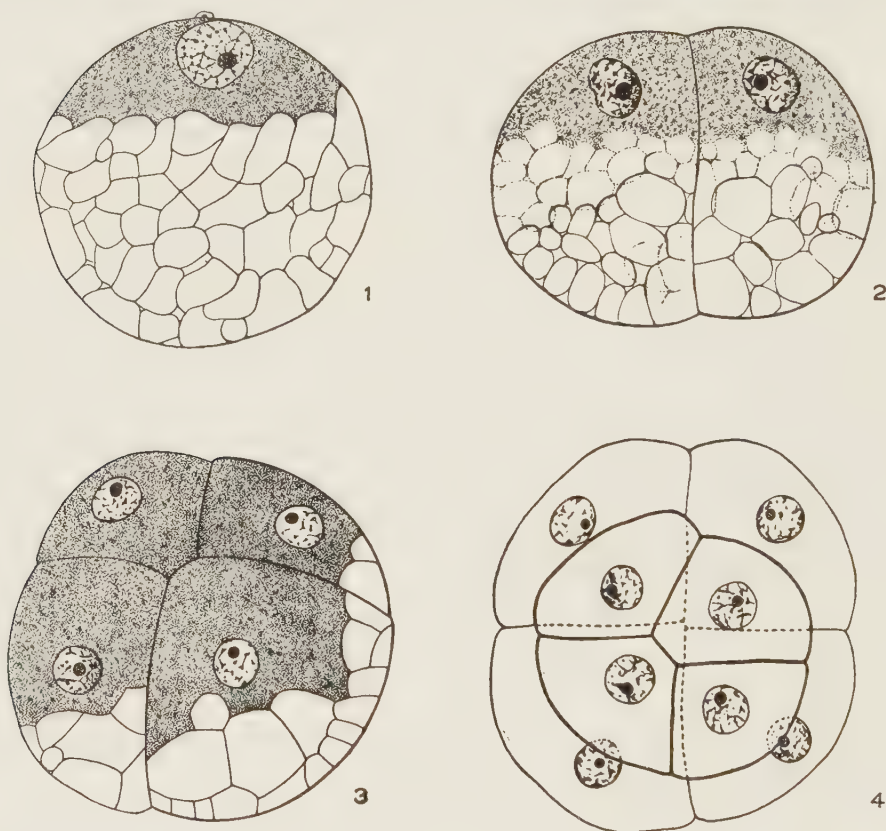


FIG. 17

Développement embryonnaire de *Chthamalophilus delagei*.
1, œuf indivis ; 2, stade 2, en vue latérale ; 3, stade 4, vu de trois-quarts ;
4, stade 8, vue polaire.
Même échelle que la figure 16.

égaux (fig. 17, 2). Les deux moitiés de l'œuf ainsi définies subiront des divisions synchrones.

Un second plan de division, également méridien, mais perpendiculaire au précédent, conduit à la réalisation d'un stade 4 (fig. 17, 3), dont tous les blastomères sont encore identiques.

Après le stade 4, la segmentation devient inégale. Les quatre blastomères du stade précédent entrent simultanément en division.

La direction des fuseaux étant méridienne, la troisième division de segmentation donne naissance à deux groupes de quatre blastomères superposés, mais sépare, du côté du pôle animal, des blastomères de taille relativement petite par rapport aux cellules situées au pôle végétatif. Au stade 8 (fig. 17, 4 et 18, 1), l'embryon comprend ainsi quatre macromères, surmontés d'un quartette de micromères.

La vague mitotique suivante n'affecte que les micromères, les macromères demeurant quiescents. Chacun des éléments du quartette

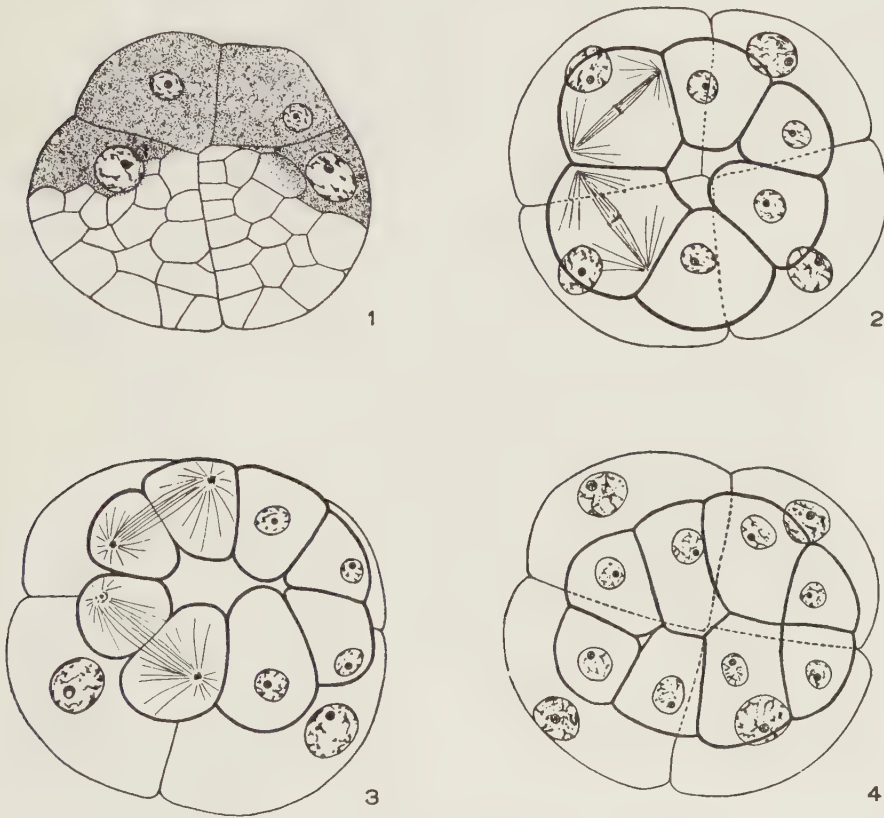


FIG. 18

Développement embryonnaire de *Chthamalophilus delagei*.

1, stade 8, vu parfaitement de profil ; 2, stade 10, intermédiaire, vue polaire ;
3, stade 12 en formation ; 4, stade 12, vue polaire.

Même échelle que la figure 16.

se divise suivant un plan méridien, l'embryon passant ainsi du stade 8 au stade 12 (fig. 18, 4). Cependant, les mitoses n'étant pas rigoureusement synchrones, on peut observer un stade 10 intermédiaire (fig. 18, 2). Les huit micromères issus de cette division forment, juste après l'achèvement de la cytotéière, une couronne de cellules arrondies qui coiffent le pôle animal (fig. 18, 3). Mais, à mesure que les fuseaux de division et les asters s'estompent, les cellules se rapprochent et

viennent s'ordonner suivant deux rangées de quatre, le plan sagittal devenant dès lors manifeste.

L'émission par les macromères d'un deuxième quartette de micromères conduit à un stade 16 (fig. 20, 1), qui succède rapidement au stade 12. Les noyaux des quatre macromères, situés en surface, dans un même plan horizontal immédiatement inférieur à la calotte des micromères, entrent en mitose, le plus souvent par groupe de deux, soit antérieurs ou postérieurs, soit latéraux, ce qui conduit à la réalisation, d'ailleurs fugace, d'un stade 14 intermédiaire (fig. 19, 1).



FIG. 19

Développement embryonnaire de *Chthamalphilus delagei*.

1, vue latérale d'un stade 14 intermédiaire ; 2, vue latérale d'un stade 18 ; 3, vue latérale d'un stade 28 ; 4, vue latérale d'un stade 30.

Même échelle que la figure 16.

L'axe des fuseaux de division est contenu dans le plan bissecteur de chaque quadrant et nettement oblique par rapport à l'axe polaire. Chacun des éléments du deuxième quartette est un petit blastomère ayant sensiblement même taille que les micromères du stade 8, situé au-dessus du noyau du macromère qui lui a donné naissance et disposé en alternance avec les descendants du premier quartette localisés dans le même quadrant. Les micromères du deuxième quartette perdent rapidement, après leur isolement des macromères, leur forme

arrondie initiale ; ils s'aplatissent alors entre la couronne de micromères qui les surmontent et les macromères, formant ainsi un feston, plus ou moins régulier, à quatre dents. Il faut noter que la séparation du deuxième quartette de micromères entraîne une diminution notable du volume des noyaux des macromères qui, jusque-là nettement plus gros que les noyaux micromériques, sont, après leur retour à l'état quiescent, sensiblement de même taille qu'eux.

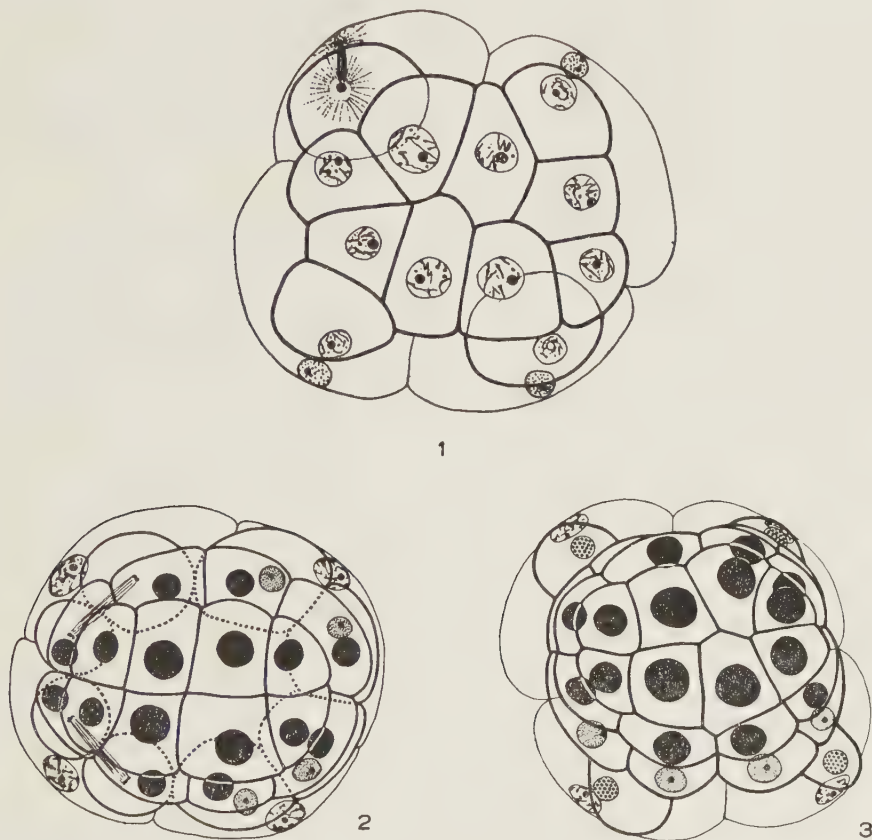


FIG. 20

Développement embryonnaire de *Chthamalophilus delagei*.

1, vue polaire d'un stade 16 ; 2, vue polaire d'un stade 28 ; 3, vue sub-polaire d'un stade 32 (pour 4 des 8 blastomères du second quartette, les noyaux n'ont pas été figurés).

Même échelle que la figure 16.

Une nouvelle série de mitoses va affecter exclusivement les descendants du premier quartette de micromères, c'est-à-dire les huit cellules du pôle animal. Le grand axe de leur fuseau de division étant orienté verticalement, les plans de division seront horizontaux ou subhorizontaux. Là encore, il n'y a pas de synchronisme strict dans le comportement mitotique des micromères, et on observe, entre le stade 16 et le stade 24, une série de stades intermédiaires (fig. 19, 2). A la fin de ces divisions, l'ébauche embryonnaire devrait comprendre

24 blastomères, répartis de la façon suivante : deux couronnes de huit micromères superposées, représentant les descendants du premier quartette, les quatre micromères du deuxième quartette en alternance avec les micromères précédents, l'ensemble des quatre macromères, situés évidemment au pôle végétatif. En fait, il ne m'a pas été possible de trouver des embryons au stade 24, mais seulement au stade 28 (fig. 20, 2) ; la raison en est probablement qu'avant l'achèvement des divisions des micromères du premier quartette, les blastomères du deuxième quartette entrent eux-mêmes en mitose. Leurs fuseaux de division étant orientés dans un plan horizontal, chacun d'eux donnera naissance à deux cellules situées sur un même plan. Celles-ci, arrondies et groupées par deux, immédiatement après leur division (fig. 19, 3), s'aplatissent bientôt pour former, sous la double couronne de micromères qui les surmontent, une ceinture sub-équatoriale continue, parfoi difficilement visible (fig. 19, 4).

La réalisation d'un stade 32 (fig. 20, 3) précédé d'un stade 30 (fig. 19, 4) intermédiaire, se fait grâce à l'émission par les macromères d'un troisième quartette de micromères, suivant le même processus qui a conduit à l'isolement du deuxième quartette. L'embryon de stade 32 comprend les deux couronnes de micromères supérieurs (soit 16 blastomères), la ceinture des huit micromères provenant du second quartette, les 4 micromères du troisième quartette, et enfin les 4 macromères.

Les noyaux des macromères sont alors nettement plus petits que certains noyaux des blastomères issus du premier quartette.

La séparation successive des trois quartettes de micromères a eu pour effet de modifier la position des noyaux des macromères qui sont progressivement rejetés vers le pôle végétatif de l'embryon.

Dès la séparation du troisième quartette, une différenciation antéro-postérieure s'installe dans l'ébauche. Alors que les micromères des premier et deuxième quartettes étaient tous identiquement dépourvus de vitellus, les micromères du troisième quartette ne sont pas semblables entre eux ; le groupe des deux micromères postérieurs n'hérite d'aucune charge vitelline, alors que les deux micromères antérieurs en renferment un peu.

Après le stade 32, il devient impossible de suivre le devenir individuel des blastomères. La petite taille de l'embryon et le manque de synchronisme des mitoses, de part et d'autre du plan sagittal, rendent les observations très difficiles et leur sériation détaillée trop aléatoire. C'est à ce moment que débute, en tout cas, la gastrulation qui est du type épibolique.

Les divisions semblent beaucoup plus rapides dans les deux quadrants postérieurs : les deux macromères postérieurs sont recouverts plus vite par les cellules superficielles que les deux macromères antérieurs qui demeurent plus longtemps visibles à la surface de l'embryon (fig. 21, 1 et 2). Tout se passe comme s'il se produisait, à partir du pôle animal, une prolifération particulièrement intense vers la région postérieure de la future larve. Il en résulte même la formation d'une sorte de lèvres postérieure. Il est en outre probable que les macromères eux-mêmes se divisent encore au moins une fois, participant ainsi à leur revêtement. On peut en trouver la preuve

dans le rejet de leur noyau à proximité immédiate du pôle végétatif, bien avant la formation complète de la lèvre. Celle-ci, de forme sub-triangulaire, constituée par une double assise de cellules, apparaît en saillie par rapport à la région postérieure de l'embryon. Elle est appliquée, sur la plus grande partie de son étendue, contre les macromères postérieurs qu'elle recouvre partiellement, ses bords seuls en étant assez largement décollés. Au cours de son développement, elle contourne l'extrémité postérieure de l'embryon, sa pointe s'avancant

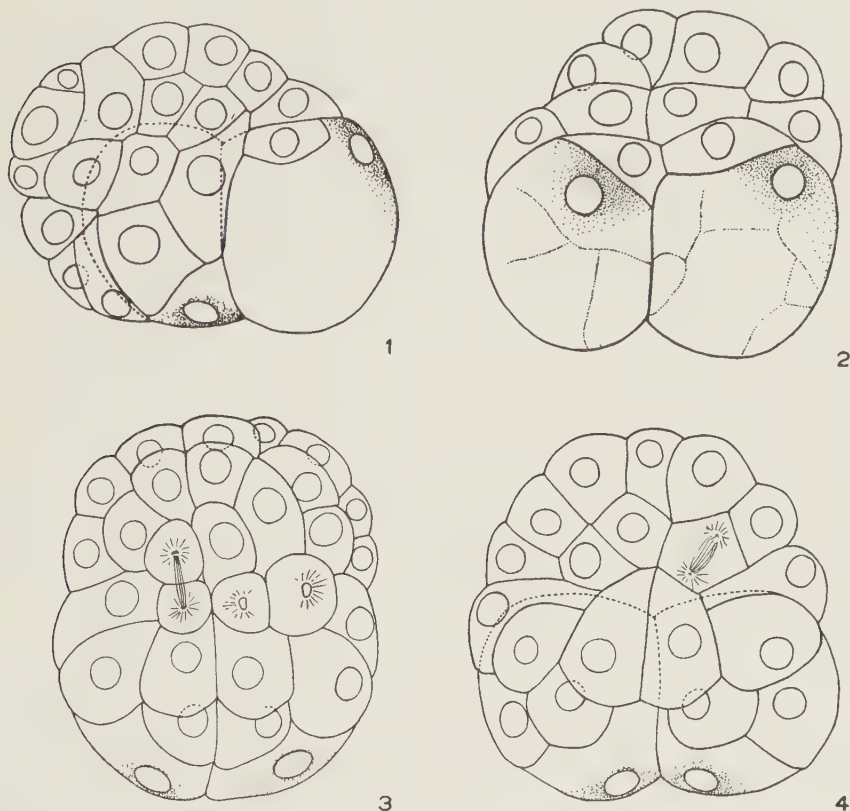


FIG. 21

Embryons en cours d'épibolie, montrant que les macromères postérieurs sont recouverts plus rapidement que les macromères antérieurs.

1, vue latérale d'un embryon ; 2, vue antérieure du même embryon ; 3, vue, par le pôle animal, d'un embryon dont l'épibolie est plus avancée ; 4, vue postérieure de l'embryon représenté en 3.

Même échelle que la figure 16.

en direction de la surface ventrale. Durant cette extension, ses bords semblent repousser devant eux les micromères qui se sont le plus tardivement séparés des macromères et qui se trouvent ainsi refoulés latéralement.

Pendant ce temps, les deux macromères antérieurs, à partir desquels se sont également isolés un certain nombre de nouveaux blastomères, sont progressivement revêtus à leur tour par une mosaïque

d'éléments très aplatis, relativement peu nombreux, mais de grande taille (fig. 21, 3 et 4), tandis que leurs noyaux sont à leur tour, mais plus tardivement que ceux des macromères postérieurs, rejetés vers le pôle végétatif de l'embryon.

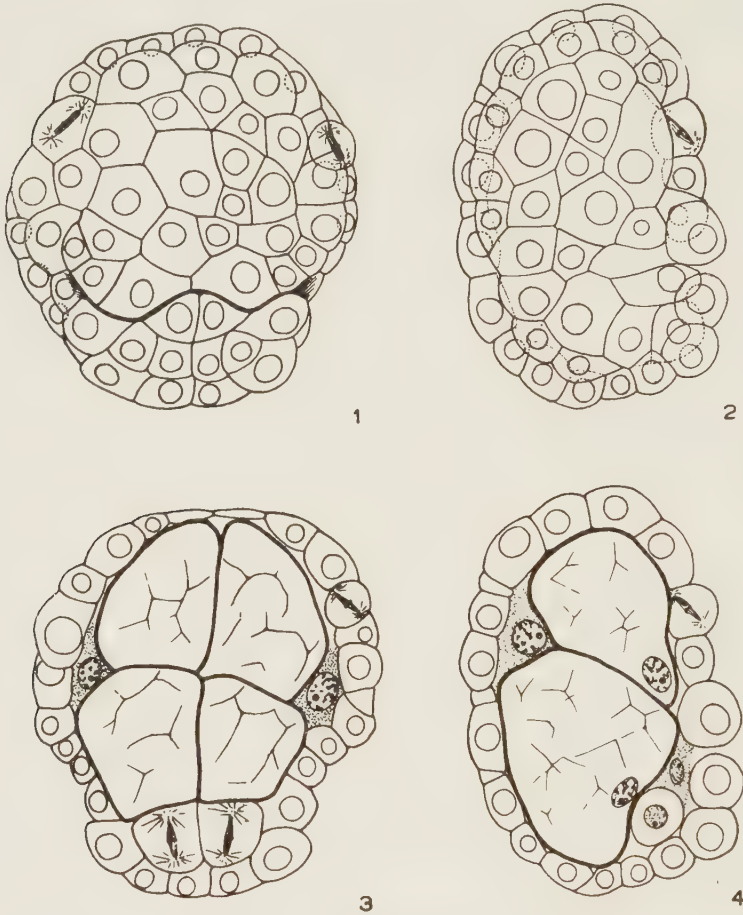


FIG. 22

Gastrula de *Chthamalophilus delagei*.

1, vue, par le pôle végétatif, de l'embryon entier (les limites de la lèvre blastoporale ont été indiquées par un trait renforcé ; 2, vue latérale d'un embryon au même stade ; 3, coupe optique perpendiculaire au plan sagittal de l'embryon (postérieurement, deux grosses cellules mésodermiques sont en cours de division) ; 4, coupe optique sagittale (on voit postérieurement une grosse cellule mésodermique).

Pour les dessins 3 et 4, les cellules mésenchymateuses sont marquées d'un pointillé.

Même échelle que la figure 16.

Ce processus de gastrulation constitue donc une épibolie typique, mais rendue assez complexe par la formation de la lèvre postérieure. Peu avant l'achèvement de cette gastrulation, on assiste d'ailleurs à la disparition de cette lèvre, dont les bords se soudent complètement au reste de l'embryon ; son contour n'est plus indiqué que par un

sillon peu profond, visible surtout autour de sa pointe qui atteint la région où se fermera le blastopore (fig. 22, 1). On peut alors constater que, des deux couches cellulaires qui la constituaient, seule l'assise superficielle subsiste ; il est très vraisemblable que les cellules profondes ont perdu leur cohésion temporaire, et qu'elles sont à l'origine d'une partie au moins des éléments mésenchymateux étoilés qu'on peut observer aux stades tardifs de la gastrulation.

La gastrule, lors de la fermeture du blastopore, est une ébauche pleine, comme la stéréoblastule qui la précède, de contours encore presque arrondis en vue polaire, mais nettement elliptiques en coupe sagittale. Elle présente une symétrie bilatérale ; sa différenciation antéro-postérieure est très nette, les cellules de l'extrémité postérieure étant nettement plus petites que celles de la région antérieure. La région correspondant à la face dorsale de la larve future présente une courbure régulière, tandis que la région ventrale, aplatie, montre même une légère dépression au niveau où le blastopore est en cours d'obturation (fig. 22, 2). Cette gastrule est essentiellement constituée par une assise ectodermique recouvrant quatre macromères toujours bien individualisés et qui représentent évidemment l'endoderme.

A proximité du blastopore, mais en profondeur par rapport aux cellules superficielles, quelques éléments internes doivent, sans doute, être considérés comme mésenchymateux. A la marge antérieure de l'orifice blastoporal, des cellules superficielles de grande taille, et dont l'évolution sera tardive, représentent probablement le matériel qui donnera les cellules souches de la cypris. Au niveau de la lèvre postérieure du blastopore, deux initiales mésodermiques se sont séparées des macromères. Il peut exister également, dans les régions dorsale et latérale de l'embryon, quelques cellules internes qu'il est impossible, dans l'état présent de nos connaissances, de considérer comme mésenchymateuses plutôt que comme mésodermiques (fig. 22, 3 et 4).

2. - Organogenèse larvaire : réalisation de la larve cypris.

Peu après la fermeture du blastopore commence l'organogenèse larvaire qui conduira directement à une larve cypris, par un développement de type condensé, éliminant la phase nauplienne, dont on connaît d'assez nombreux exemples chez les Rhizocéphales (résumé dans Krüger, 1940, p. 296 et p. 457).

Les cellules mésodermiques se multiplient ; elles forment un revêtement continu qui double l'ectoderme et remonte latéralement, de la région postérieure de l'embryon vers l'avant.

Un épaississement latéral se produit de chaque côté de la région moyenne de l'embryon. Sur coupe, on constate que des cellules de grande taille, probablement mésodermiques, sont progressivement entourées par les cellules épithéliales. Ce processus conduit à l'individualisation de deux bourgeons appendiculaires, d'abord courts et épais, qui représentent les ébauches des antennules (fig. 23, 1 et 2) ; ils s'allongent peu à peu en direction postérieure à mesure que se multiplient leurs cellules internes, s'amincissent, surtout à leur base, et finalement se recourbent presque à angle droit, en formant un genou

au tiers proximal de leur longueur. Pendant que s'effectuent la différenciation et la croissance des ébauches antennulaires, l'allongement de l'embryon s'est beaucoup accentué : il en résulte que les boudins antennulaires s'insèrent seulement au tiers antérieur de la longueur totale de la jeune larve (fig. 23, 3 et 4).

Dans le même temps, s'opère une fragmentation de l'endoderme. Il semble que chacun des macromères se subdivise tout d'abord en



FIG. 23
Différenciation des antennules.

1, vue latérale de l'embryon entier (face ventrale vers le bas, côté antérieur sur la droite du dessin) : les limites du bourgeon antennulaire sont indiquées par un trait renforcé ; 2, coupe perpendiculaire au plan sagittal d'un embryon au même stade ; 3, coupe para-sagittale d'un embryon dont les bourgeons antennulaires sont déjà allongés. Les macromères se sont divisés ; les grosses cellules ventrales sont à l'origine d'un nodule de cellules souches ; 4, coupe frontale, dans la région moyenne du corps, d'un embryon au même stade que celui de la figure 3. On distingue, en positions symétriques, les deux rosettes de cellules qui sont à l'origine des glandes cémentaires.

Même échelle que la figure 16.

deux, ce qui porte leur nombre à huit éléments disposés en deux rangées de quatre ; puis, les cellules les plus antérieures et les plus postérieures qui viennent de prendre naissance se divisent à nouveau ; on peut alors distinguer par transparence, sur des embryons *in toto*, douze masses vitellines en vue dorsale, et six en vue latérale. Cette division des cellules endodermiques est corrélative de l'allongement embryonnaire qui vient d'être signalé et qui ne cessera de s'accroître

jusqu'à ce que la cypris soit complètement formée. La fragmentation du vitellus se poursuit d'ailleurs au cours du développement ultérieur, mais elle devient de plus en plus complexe et n'a pu être suivie avec précision.

Les ébauches des glandes cémentaires sont perceptibles peu après l'initiation des bourgeons antennulaires (fig. 23, 4). La richesse de ces ébauches en granulations vitellines, ainsi que la régression, à leur niveau et lors de leur formation, des macromères, attestent de leur origine endodermique. Elles apparaissent latéralement dans la région moyenne du corps, un peu en arrière du point d'insertion des antennules, sous l'aspect de grandes cellules, formant deux rosettes symétriques. Dès ce moment, leur polarité est bien marquée, les noyaux étant disposés vers la surface externe de la rosette, les futurs pôles excréteurs orientés vers le centre de celle-ci. A ce stade de leur formation, les glandes cémentaires sont dépourvues de canal excréteur. Celui-ci apparaîtra beaucoup plus tardivement, sous forme d'une invagination ectodermique qui, de chaque côté du corps, mettra en communication les glandes avec l'extérieur ; il se présente comme un canal court allant du centre de la rosette à la base de l'antennule située du même côté.

Très rapidement, avant même que l'organogenèse embryonnaire soit terminée, le vitellus disparaît dans ces ébauches glandulaires et le cycle de sécrétion s'amorce.

Contrairement à ce qu'il eût été logique de penser, l'examen des jeunes embryons ne montre pas l'amas de cellules souches immédiatement repérable sur la cypris mûre et qui sera à l'origine de la forme parasitaire.

Ce n'est qu'après la formation des ébauches antennulaires que l'on peut suivre la naissance de cette masse embryonnaire ; il faut d'ailleurs remarquer que la présence des antennules gêne considérablement l'observation de ce processus dans les préparations *in toto*, les coupes seules fournissant, sur ce point, des images précises. Après fermeture du blastopore, de grandes cellules, déjà signalées dans l'étude de la gastrula, occupent la marge blastoporale antérieure. Situées ventralement et un peu en arrière du plan d'insertion des appendices, ces cellules s'invaginent assez tardivement entre les deux rosettes de glandes cémentaires, dans l'axe de symétrie du corps et viennent se placer sous les macromères qui occupent une position très dorsale (fig. 23, 3). Leur taille est déjà assez grande, mais reste cependant inférieure à celle qu'elles atteindront dans la cypris ; il est probable que leur accroissement se fait aux dépens des macromères, riches en vitellus, qui les surmontent et dont elles occuperont finalement la place. Elles constituent bientôt une masse sphérique située entre les glandes cémentaires, dont elles ne sont séparées que par des travées mésodermiques. Les caractères de colorabilité de leur cytoplasme se modifient progressivement : leur éosinophilie s'atténue peu à peu et elles prennent finalement, avec la trichromique de Masson, une teinte franchement violacée.

Pendant que se poursuit cette organogenèse tardive, s'opère la mise en place définitive des cellules mésodermiques, et la différenciation des muscles à partir de ces éléments.

Les cellules musculaires apparaissent comme des éléments allongés, disposés bout à bout, dans lesquels la striation deviendra bientôt manifeste.

Les réserves vitellines sont progressivement utilisées, mais on distingue encore, alors que l'édification de la future cypris est très avancée, des résidus vitellins localisés aux extrémités antérieure et postérieure de la cypris. Le résidu antérieur disparaît le premier, le résidu postérieur ne se résorbe que tardivement ; la disparition complète du vitellus constitue le meilleur critère de l'achèvement de l'organogenèse larvaire, la cypris, parfaitement constituée, étant alors près d'être libérée. Un tissu, fait de grandes cellules d'aspect conjonctif, s'édifie à l'emplacement du résidu vitellin postérieur et occupera tout l'espace situé en arrière du nodule de cellules souches.

3. - La cypris (fig. 24).

La cypris du *Chthamalophilus* est, de très loin, la plus petite des cypris actuellement connues, aussi bien chez les Rhizocéphales que chez les Cirripèdes en général : sa longueur est comprise entre 60 μ et 70 μ , alors que la plus petite des cypris de Cirripèdes non parasites mesure 600 μ et que, pour les Rhizocéphales, la cypris de *Drepanorhis neglecta* (Fraisé) atteint 140 μ , les cypris de tous les autres genres dépassant cette dimension, et celle de *Thompsonia* en particulier ayant 200 μ de longueur.

Elle est aussi, au point de vue appendiculaire, la plus régressée de toutes les larves de Cirripèdes connues : elle ne porte aucune trace de pattes thoraciques et ne possède jamais que la paire d'antennules dont la différenciation vient d'être décrite.

La cypris du *Chthamalophilus* est entièrement enveloppée par une carapace fuselée qui porte seulement, de chaque côté, une paire de soies très longues et très souples dirigées ventralement, près de son extrémité postérieure, et une seconde paire de soies dorsales plus courtes, insérées un peu plus antérieurement que les précédentes. Cette carapace, comme celle des cypris de *Sacculina* ou de *Thompsonia*, n'est pas bivalve ; elle est constituée par une pièce unique qui ne présente même pas la fente postéro-dorsale signalée par Delage chez *Sacculina carcini*. En coupe transversale, on constate que sa voussure dorsale dessine une courbe continue, presque semi-circulaire, et qu'il n'existe ni crête, ni articulation dorsale.

Il n'y a pas non plus, à proprement parler, formation d'un manteau ; le corps, sur toute sa longueur, présente seulement deux prolongements latéro-ventraux en forme de pleures. La carapace adhère donc à toute la surface latérale et dorsale du corps cypridien. Les expansions latéro-ventrales s'accroissant peu à peu, leurs bords se rapprochent en s'amincissant et l'observation ventrale d'une cypris montre qu'ils se touchent presque sur la ligne de symétrie, sauf au niveau des antennules où ils s'écartent assez notablement.

Vers le tiers postérieur de la cypris, une formation ligamentaire, non striée, et paraissant grouper un petit nombre (2 ou 4) de fibres, unit l'une à l'autre les deux régions latérales de la carapace.

On remarque d'ailleurs qu'une invagination assez profonde se dessine tout autour de la base des antennules, le corps, en vue latérale, paraissant s'étrangler à ce niveau.

L'antennule est triarticulée. Son article basilaire, court et trapu, est en relation avec une pièce squelettique interne paire, en forme de S étiré, qui, de chaque côté du corps, sert d'insertion à la musculature.

L'article moyen est relativement long et diminue régulièrement de diamètre depuis la base jusqu'à son extrémité. Après action des

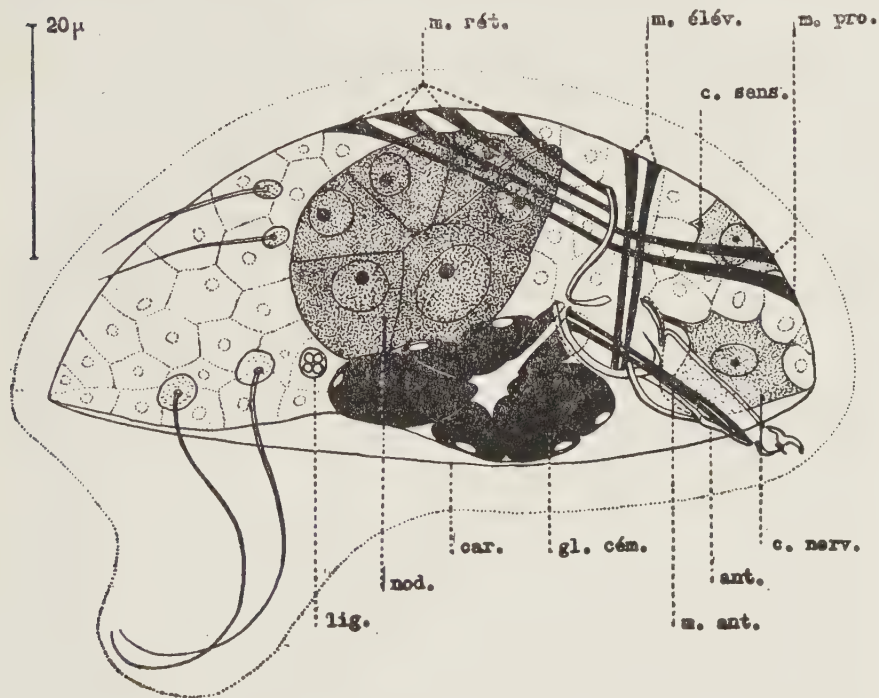


FIG. 24

Cypris de *Chthamophilus delagei*.

(*ant.*, antennule ; *car.*, limite ventrale de la carapace ; *c. nerv.*, cellule nerveuse ; *c. sens.*, cellule sensorielle ; *gl. cé.*, glande cémentaire ; *lig.*, ligament ; *m. ant.*, muscles antennulaires ; *m. pro.*, muscles protracteurs de l'antennule ; *m. rét.*, muscles rétracteurs de l'antennule ; *m. élév.*, muscles éleveurs de l'antennule ; *nod.*, nodule de cellules souches).

Les cellules du canal de la glande cémentaire ont été figurées en noir, comme les cellules glandulaires mêmes, bien qu'elles ne soient pas sécrétrices.

fixateurs, il fait avec le précédent un angle de 90°, qui forme une sorte de talon dirigé vers l'arrière. Enfin, presque dans le prolongement du précédent, l'article distal, très court, bien distinct, est en forme de sabot ; il porte une courte soie et se termine par une griffe courbe, assez longue, dirigée vers l'avant et insérée à l'extrémité de l'article.

Malgré des observations très poussées, il ne m'a jamais été possible de distinguer un quatrième article, qui existe chez toutes les autres cypris de Rhizocéphales, sauf cependant chez celle de *Thompsonia*.

Grâce à un aplatissement de leur face interne, les antennules droite et gauche peuvent s'appliquer étroitement l'une contre l'autre.

Toute la musculature de la cypris est en relation avec les mouvements antennulaires. De chaque côté du corps, quatre muscles obliques, dorsaux, rétracteurs des antennules, s'attachent d'une part sur la pièce chitineuse située à la base de l'appendice et, d'autre part, dorsalement, à proximité immédiate de la ligne de symétrie du corps ; les observations en vue ventrale, ou des coupes frontales de la cypris, montrent que ces muscles passent entre les glandes cémentaires et les cellules souches.

S'insérant sur les mêmes pièces endosquelettiques, et jouant le rôle de muscles antagonistes, deux paires de muscles se dirigent vers l'avant pour s'insérer dans la région frontale de la cypris.

Ces muscles rétracteurs et protracteurs des antennules déterminent des mouvements de bascule de ces appendices.

D'autre part, deux autres paires de muscles qui s'attachent d'une part sur le bord postérieur des appendices, au voisinage de l'articulation entre l'article basilaire et l'article moyen, et, d'autre part, dorsalement, dans la région antérieure de la larve, règlent le degré de protusion des antennules, leurs contractions pouvant complètement ramener celles-ci sous la protection de la carapace.

Il faut encore signaler que l'article moyen de chaque antennule est parcouru par deux faisceaux musculaires qui, s'insérant à l'une de leurs extrémités sur l'article basilaire et, à l'autre, au niveau de l'articulation avec l'article distal, permettent les mouvements de ce second article par rapport au premier.

L'ensemble de cette musculature n'autorise que des mouvements très limités d'extension vers l'avant des antennules, et de jeu des articles les uns par rapport aux autres.

Aucun muscle ne permet de mouvements quelconques de la carapace. Cette observation corrobore celle que l'on peut faire sur les cypris vivantes, qui sont totalement incapables de nager, mais se traînent lentement, sur leurs béquilles antennulaires, au fond du récipient où on les a placées.

On distingue nettement, dans la région antérieure de cypris colorées *in toto* à l'hémalun de Mayer dilué, deux paires de taches qui prennent très énergiquement le colorant.

L'une, située à l'angle antéro-ventral de la cypris, est constituée de deux grosses cellules étoilées, colorables au bleu de méthylène, qu'entourent des éléments plus petits, beaucoup moins colorables, dont je n'ai pu m'assurer s'ils possédaient ou non des prolongements.

De cette formation, que j'interprète comme le système nerveux exceptionnellement antérieur de la cypris, s'échappe, vers l'arrière, en direction de la base des antennules, un nerf assez court et relativement épais.

La deuxième tache est, elle aussi, constituée par une paire de cellules étoilées, plus petites que les précédentes, mais présentant les mêmes affinités tinctoriales ; ces cellules sont situées un peu au-dessus des premières. Cette seconde formation correspond peut-être

au point réfringent, quoique parfaitement dépigmenté, qu'on observe sur le vivant ; elles pourraient être une trace des yeux normalement présents chez les cypris de Rhizocéphales.

On observe enfin, à la base de chacune des soies de la région postérieure de la cypris, une cellule arrondie, d'assez grande taille, probablement sensorielle.

L'intérieur de la cypris, qui ne possède, pas plus que les autres cypris de Rhizocéphales, d'appareil digestif, est essentiellement occupé par le nodule de cellules souches flanqué, latéralement, de deux glandes cémentaires. Dans ces dernières, le cycle de sécrétion qui avait débuté avant l'achèvement de la cypris se poursuit activement. Le produit élaboré se présente tout d'abord sous forme de gouttelettes très réfringentes sur le vivant, ayant une grande affinité pour l'éosine, qui envahissent tout le cytoplasme. Puis les gouttelettes confluent, le produit de sécrétion paraissant se fluidifier. Aucun résidu cytoplasmique n'est plus alors visible dans les cellules dont les noyaux sont écrasés contre la paroi et dont l'aspect, partout ailleurs, est homogène. Les glandes cémentaires ne subissent qu'un cycle sécrétoire.

La nature protéique du produit de sécrétion, testée par l'action de l'acide nitrique fumant, s'accorde bien avec le rôle qu'on peut lui assigner dans la fixation de la cypris sur l'hôte.

Quant au nodule de cellules souches, il n'a guère changé d'aspect extérieur, mais on distingue très vite en son centre un petit groupe de quatre à cinq cellules beaucoup plus petites, qui correspondent sans doute à la toute première ébauche du tissu interne de la future masse infère.

La cypris de *Chthamalophilus delagei* ne montre aucune formation postérieure qu'on puisse assimiler à une furca. Ce caractère, joint à l'absence d'appendices thoraciques, atteste de l'extrême simplification atteinte chez *Chthamalophilus*.

Toute trace de segmentation étant absente, il est difficile et probablement artificiel d'assigner une limite à la région céphalique. Cependant, par analogie avec l'interprétation donnée par Delage des cypris de la Sacculine, on peut considérer la région postérieure aux cellules souches comme un reliquat très vestigial de thorax et d'abdomen.

4. - Modifications de la cypris préluant au stade parasitaire.

Lors de leur expulsion de la cavité incubatrice, les cypris montrent l'organisation décrite ci-dessus.

J'ai pu assister à leur sortie naturelle hors de la cavité incubatrice de *Chthamalophilus* et observer que la membrane qui entoure l'embryon, pendant toute la durée du développement, persiste à ce stade. Par transparence, on distingue les antennules mobiles de la cypris, appuyées contre cette membrane.

Quelques minutes après l'émission des larves, aucune d'elles ne s'est dégagée de son enveloppe. Cependant, celle-ci s'est considérablement dilatée au contact de l'eau de mer, dont la pression osmotique

est sûrement inférieure à celle du liquide de la cavité incubatrice, la région postéro-ventrale développant une sorte d'expansion qui prend, peu à peu, de plus en plus d'importance et dans laquelle sont souvent engagées les soies ventrales, plus ou moins recourbées sur elles-mêmes, de la cypris (fig. 24 et Pl. VII, 1).

Un peu plus tard, on peut voir la cypris, largement détachée de sa membrane, tenter de s'engager dans cette expansion qui représente un point faible de l'enveloppe et, très vraisemblablement, le point de sortie larvaire.

Il est remarquable qu'on observe, lorsqu'on extrait précocement des embryons, même encore jeunes, de la cavité incubatrice et qu'on les plonge dans l'eau de mer, des phénomènes comparables de dilatation de la membrane et de développement de l'expansion postéro-ventrale (Pl. VII, 2).

Mais il est bien évident que, dans les conditions naturelles, cette sorte de flotteur externe n'intervient que dans la biologie des cypris normalement émises : les possibilités de dissémination larvaire, presque nulles au moment où les cypris quittent le *Chthamalophilus*, s'accroissent considérablement au cours de leur passage temporaire dans la chambre incubatrice du Chthamale : ce sont des cypris munies d'un dispositif de flottaison qui passent dans le milieu extérieur ; elles échappent ainsi à l'écueil d'une descente vers le fond qui les condamnerait inéluctablement à la mort et n'ont qu'à se laisser porter passivement par les eaux, jusqu'à ce que certaines d'entre elles soient entraînées, par un courant d'appel qu'engendrent les mouvements des cirres, dans la cavité incubatrice d'un futur hôte.

La vie libre de la cypris est nécessairement brève.

L'absence de réserves vitellines, l'incapacité totale où se trouve la cypris de se nourrir, divers arguments biologiques qui seront évoqués plus loin, impliquent que la fixation doit intervenir assez rapidement après la libération larvaire.

L'étude morphologique et anatomique de la cypris montre que cette fixation est susceptible de se faire dès l'éclosion, sans modifications intermédiaires.

La griffe qui termine l'antennule permet immédiatement l'accrochage sur l'hôte ; la musculature puissante et relativement complexe des antennules joue manifestement un rôle important dans le maintien sur l'hôte.

Enfin, par analogie avec le cycle, beaucoup plus complexe cependant, des autres Rhizocéphales, chez lesquels la cypris est apte à se fixer dès qu'elle est constituée, il n'y a aucune raison de supposer que la cypris de *Chthamalophilus* subisse une transformation avant de se fixer.

On sait que Delage distingue, après la fixation de la cypris, trois stades de transformation successifs : le premier conduit à la formation d'un sac contenant les cellules embryonnaires et devenu indépendant de la carapace de la cypris où il est encore enfermé ; le second aboutit à la réalisation de la larve kentrogone ou larve perforante ; le troisième correspond à la dévagination du dard qui perfore le tégument

du crabe à la base d'une soie, ce qui permet l'inoculation des cellules souches de la Sacculine.

Le problème est donc, pour *Chthamalophilus*, de savoir quelles modifications subit la cypris dès qu'elle est fixée sur le Chthamale.

Malgré les innombrables heures consacrées à leur recherche, je n'ai, malheureusement, jamais rencontré de cypris en voie de fixation ou venant de se fixer sur leur hôte.

Cependant, l'anatomie de cypris âgées, qui n'ont pas été expulsées de la cavité incubatrice en même temps que leurs sœurs et qui restent vivantes dans cette cavité pendant le début au moins du cycle embryonnaire de la ponte suivante, fournit, bien qu'il ne s'agisse pas de larves fixées, de précieux renseignements sur les modifications, très probablement parallèles, qui surviennent après la fixation.

Le nodule de cellules souches a sécrété une cuticule et s'est décollé sur son pourtour du reste de la cypris ; il perd sa forme régulièrement arrondie et se développe vers la base des antennules en une sorte de bec. Tout le massif cellulaire postérieur entre en histolyse. Le contenu des glandes cémentaires commence à envahir le canal ; les noyaux des cellules glandulaires dégénèrent, et la paroi de ces cellules, plus ou moins vidées de leur contenu, se plisse.

En confrontant ces observations aux figures et aux explications données par Delage, on voit que la larve de *Chthamalophilus* correspond à peu près, à ce stade, aux cypris de Sacculine ayant effectué leur première mue, le résultat essentiel de celle-ci étant l'élimination des régions abdominale et thoracique pourvues d'appendices et la ségrégation en un sac des éléments indispensables à la poursuite du développement. On conçoit que les phénomènes homologues soient beaucoup moins spectaculaires pour la cypris de *Chthamalophilus* qui est, par sa structure même, presque dépourvue fondamentalement de territoire thoracico-abdominal et totalement privée des appendices correspondants. Cependant, le ganglion nerveux et les muscles demeurent en place sur les cypris de *Chthamalophilus* ayant subi ces premières transformations.

Le fait majeur, dans l'évolution des cypris de *Chthamalophilus*, est évidemment l'expulsion du nodule de cellules souches. Celui-ci représente incontestablement, à lui seul, l'ébauche du futur *Chthamalophilus* : on verra, dans le chapitre suivant, que les plus petits parasites que j'ai observés en fournissent, tant par leur taille que par les caractères de leurs cellules, la preuve absolue ; ils se présentent sous forme de très petits massifs qui adhèrent simplement au tégument intact du Chthamale.

Dans ces conditions, l'hypothèse d'une larve perforante, de type kentrogone, doit être exclue (1). Mais, la déformation assez précoce du nodule des cellules souches indique que l'expulsion de ce nodule se fait, comme chez la Sacculine, par le canal d'une antennule, pendant que les griffes de ses appendices maintiennent la cypris étroitement

(1) Il faut d'ailleurs remarquer que la formation du dard n'est pas inéluctable, même chez la Sacculine : les cypris qui se fixent sur le cloaque en sont dépourvues et sont cependant susceptibles d'injecter leur contenu dans la cavité incubatrice.

appliquée contre le Chthamale. Il est possible que la contraction des muscles dorsaux, qui enserrant le massif des cellules souches et qui subsistent chez les cypris les plus transformées que j'ai rencontrées, refoule vers l'avant le nodule et facilite son émission.

Quant aux glandes cémentaires, leur sécrétion abondante assurerait, dans les toutes premières phases de la vie parasitaire, l'adhérence du nodule au corps du Chthamale, avant de provoquer, peu après, une lyse locale du tégument de l'hôte.

CHAPITRE V

Formation, développement et extrusion du nucléus

Durant toute la première partie de sa vie parasitaire, *Chthamalophilus* est exclusivement représenté par une masse infère résultant du développement du nodule de cellules souches déposé par une cypris à la surface extérieure d'un Chthamale, mais qui s'est très rapidement ancré dans son hôte en refoulant progressivement devant lui l'épithélium de ce dernier. Dans cette masse infère se différencie peu à peu un nucléus homologue de celui que Delage, le premier, a fait connaître chez la Sacculine. C'est l'extrusion de ce nucléus qui donnera naissance au *Chthamalophilus* extérieur.

J'analyserai, dans le présent chapitre, l'évolution qui conduit ainsi le parasite jusqu'à son stade extérieur juvénile.

A. - RÉALISATION DU CHTHAMALOPHILUS INFÈRE ; FORMATION DU NUCLÉUS.

Le plus jeune stade parasitaire que j'ai rencontré se présente sous l'aspect d'un nodule mesurant 34 μ dans sa plus grande dimension et ne comportant qu'un petit nombre de cellules, en tout point comparables aux cellules souches si faciles à déceler chez la cypris. Les très jeunes parasites occupent sur l'hôte une position qui, même morphologiquement, est externe : ils sont, en effet, comme déposés à la surface tégumentaire du Chthamale et englués dans une substance qui, très probablement, a été sécrétée par les glandes cémentaires de la cypris fixée. Comme nous l'avons vu, cette disposition apporte un argument décisif en faveur du caractère akentrogonide des larves de *Chthamalophilus*. Une comparaison des dimensions de ces nodules parasitaires primordiaux (34 μ) et des nodules cypridiens (28 μ) montre bien qu'il ne subsiste aucun hiatus fondamental dans les connaissances acquises sur le développement de *Chthamalophilus*, malgré l'impossibilité où je me suis trouvée d'assister à la naissance réelle de la phase parasitaire.

A un stade ultérieur, le parasite a un peu grossi. On distingue, sur son pourtour, des cellules épithéliales d'assez grande taille et, en son centre, des cellules plus petites, assez nombreuses, qui présentent déjà, par leur forme, les caractères des cellules internes de la masse infère du parasite adulte.

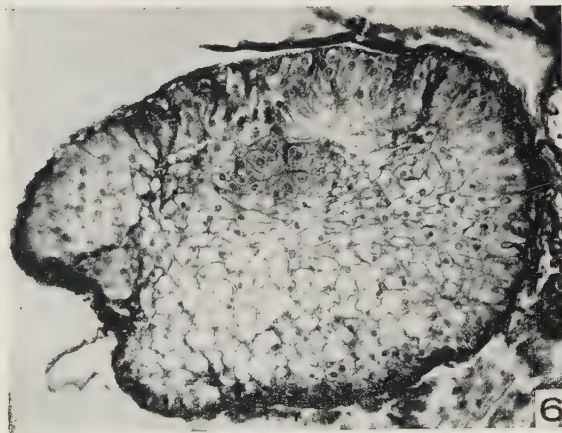
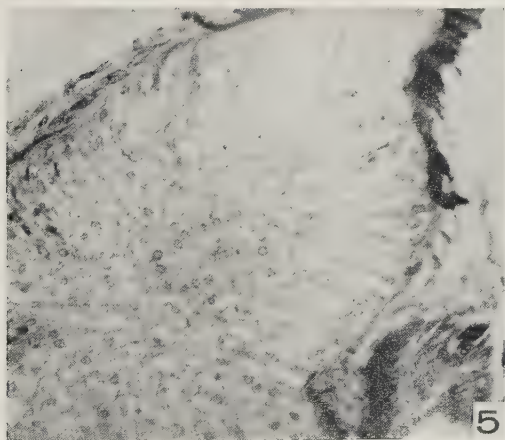
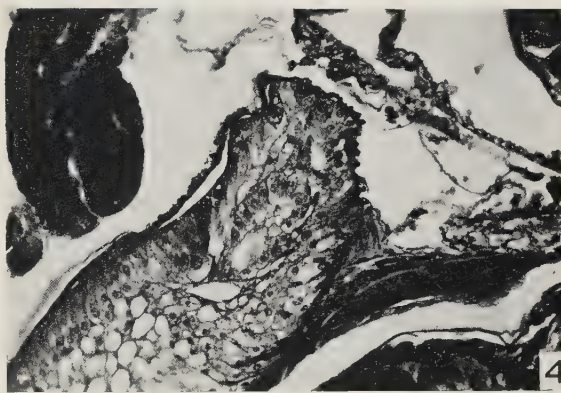
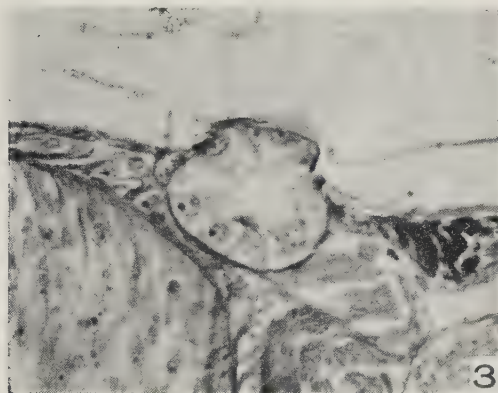
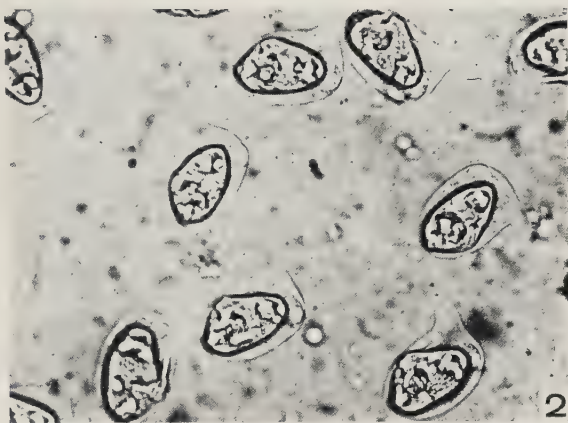
La fixation s'est alors consolidée par un début d'enkystement du jeune *Chthamalophilus* (Pl. VII, 3) : on constate dès ce moment, à l'emplacement du parasite, une légère dépression de l'épithélium de l'hôte dont la cuticule, à ce niveau, devient peu nette, pour disparaître bientôt totalement, soit en raison des tensions auxquelles elle est soumise, soit en raison d'une lyse chimique ; la sécrétion des glandes cémentaires renferme peut-être, en effet, une chitinase dont la mise en évidence soulève cependant des difficultés insurmontables, du fait de la trop petite taille des cypris. A l'opposé de la face de fixation, on observe, appliqué contre l'épithélium du parasite, une sorte de capuchon squelettique qui offre, au Mallory, les mêmes réactions tinctoriales que l'épicuticule et qui paraît soudé sur son pourtour au tégument de l'hôte. Il est impossible de préciser si ce capuchon cuticulaire est sécrété par le parasite lui-même ou par son hôte.

Il est très important de souligner qu'à ces stades parasitaires très jeunes, aucun nucléus n'est encore différencié.

Les plus petits parasites chez lesquels j'ai pu reconnaître un nucléus mesuraient environ 120 μ dans leur plus grande dimension. A ce moment, les parasites sont d'aspect variable, sphérique (fig. 25), subsphérique ou lagéniforme (fig. 26), mais ils présentent toujours une légère éminence faisant plus ou moins saillie à la surface tégumentaire de l'hôte, tout le reste du parasite occupant déjà une position totalement infère ; la figure 26 montre bien qu'au cours de cet enfoncement dans le Chthamale, le *Chthamalophilus* a progressivement refoulé, sans en rompre la continuité, l'épithélium de son hôte : il reste donc, malgré les apparences, parfaitement externe.

Le nucléus occupe une position assez profonde dans cette masse infère. Il est généralement surmonté d'une lacune assez vaste dans laquelle se rencontrent d'énormes cellules manifestement mobiles. Maintenu en place par le tissu interne qui s'est considérablement développé, et comme suspendu à l'intérieur de ce tissu, le nucléus se présente sous la forme d'un amas de grosses cellules constituant, dans leur ensemble, une sphère pleine, plus ou moins régulière ; par leur aspect et leurs affinités tinctoriales, ces cellules rappellent beaucoup les cellules souches du nodule cypridien ; de par leur agencement, elles sont sub-coniques, leurs noyaux occupant une position superficielle.

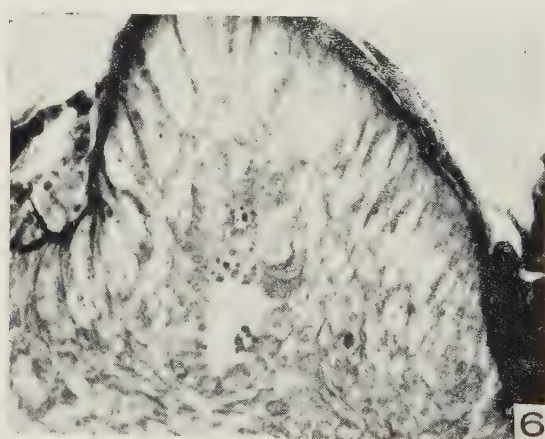
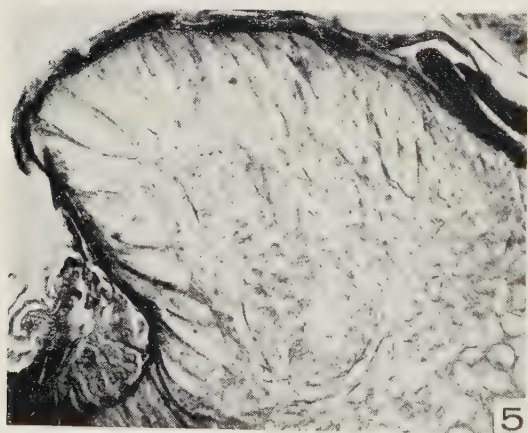
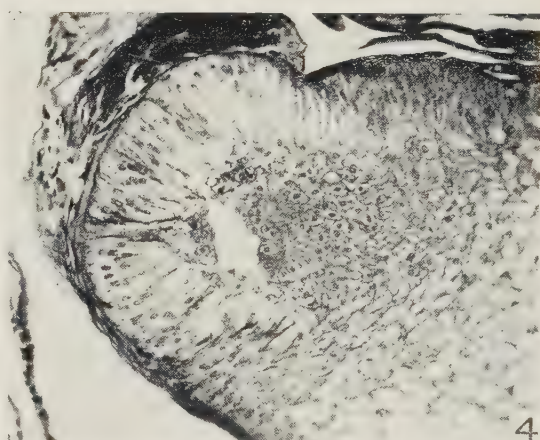
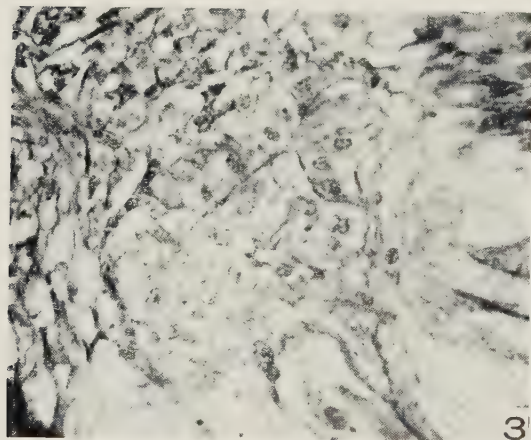
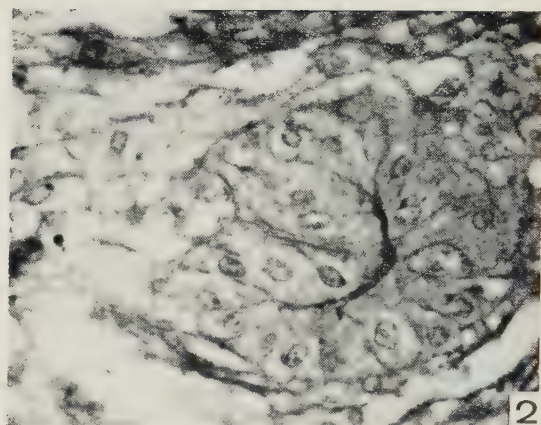
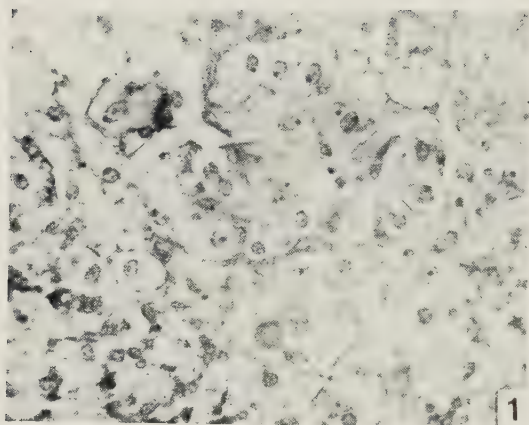
L'épithélium du jeune parasite présente les mêmes caractères que celui de la masse infère du parasite adulte, sauf toutefois dans la région qui fait saillie à la surface de l'hôte. En cet endroit, elles sont plus grandes, leur cytoplasme est plus dense et leurs noyaux sont beaucoup plus gros ; leur limite profonde est invisible et elles donnent l'impression de « s'ouvrir » directement dans la lacune qui s'étend jusqu'au voisinage du nucléus. Il est très probable que les grandes cellules mobiles qu'on rencontre dans cette lacune proviennent de ce territoire épithélial. Il faut noter que ces cellules conservent seules,



J. BOCQUET-VÉDRINE

PLANCHE VII

1. — Rosette de cypris émises naturellement et montrant un début de dilatation de la région postéro-ventrale de la membrane qui les entoure. $\times 400$.
2. — Embryons immatures, libérés artificiellement dans l'eau de mer, montrant le même phénomène. $\times 240$.
3. — Stade parasitaire très précoce ne montrant pas de nucléus. $\times 600$.
- 4, 5 et 6. — Divers aspects de nucléus jeunes. 4 : $\times 250$, 5 : $\times 350$, 6 : $\times 250$.



J. BOCQUET-VÉDRINE

PLANCHE VIII Evolution du nucléus.

1 à 4. — Formation de l'ovaire. 1 : $\times 800$, 2 : $\times 900$, 3 : $\times 800$, 4 : $\times 250$.

5 et 6. — Nucléus plus évolué dans lequel les cellules testiculaires se sont mises en place contre la paroi de la cavité du nucléus. $\times 350$.

avec les cellules du nucléus, des caractères embryonnaires. Une relation existe vraisemblablement entre la capacité de migration dont elles témoignent et le fait que le nucléus n'est pas préformé aux plus jeunes stades parasitaires : je pense que le nucléus s'édifie aux dépens de telles cellules épithéliales privilégiées. Cette hypothèse est étayée, d'une part, par certaines images de stades plus tardifs qui montrent une traînée de cellules reliant l'épithélium au nucléus et,

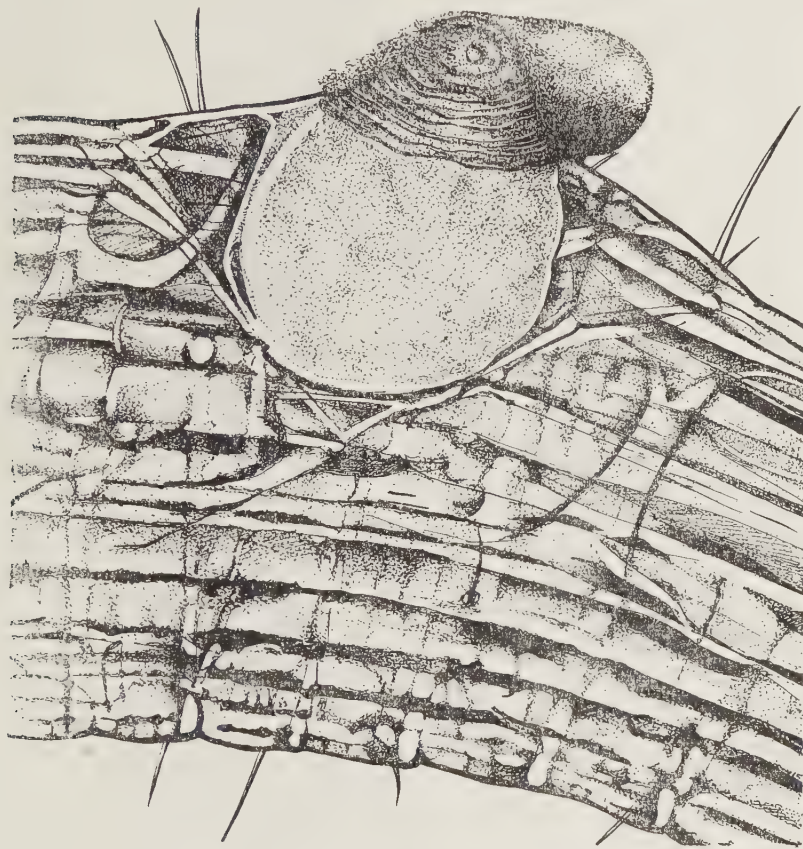


FIG. 25

Chthamalophilus delagei entièrement infère, fixé sur le pénis d'un Chthamale (localisation exceptionnelle), vu par transparence au travers des tissus de l'hôte dont il a refoulé les fibres musculaires.

L'opercule est recouvert d'un capuchon bactérien.

d'autre part, par les aspects très inconstants que revêt le nucléus, surtout au début de sa formation.

Il convient d'essayer de comparer les résultats obtenus pour *Chthamalophilus* avec les observations de Delage et de Smith sur *Sacculina*. Mais il faut tout d'abord remarquer que ces auteurs n'ont pas eu la possibilité d'étudier des stades de différenciation très précoces du nucléus.

Delage admet (pp. 628-629), sans apporter à sa manière de voir aucun argument vraiment décisif, que les cellules souches injectées par les larves kentrogones sont d'avance déterminées.



FIG. 26

Chthamalophilus delagei entièrement infère, coupé suivant son grand axe (longueur suivant cet axe : 122 μ). L'épithélium de l'hôte s'invagine pour entourer le parasite. Dans celui-ci, le nucléus vient de se constituer ; il est surmonté d'une vaste lacune, dans laquelle on distingue deux grandes cellules mobiles.

Le processus de formation du nucléus, chez *Chthamalophilus*, apparaît comme fondamentalement différent. Les observations que j'ai pu faire montrent en effet, de manière indiscutable, que les cellules souches de la cypris ne constituent pas un « ovaire » suivant le terme

de Delage, mais un ensemble d'éléments non seulement identiques d'aspect, mais également totipotents, dont la destinée ne se trouvera orientée qu'après l'ancrage du parasite. Si la différenciation du nucléus est bien précoce, il n'en reste pas moins que la mise en place des cellules qui le constitueront n'est pas encore réalisée dans les premiers stades parasitaires.

Pendant toute la durée du développement du nucléus, la crypte formée par l'invagination de l'épithélium du Chthamale, et où se trouve logé le *Chthamalophilus* infère, demeure obturée par un opercule apparaissant à la loupe binoculaire comme un disque jaunâtre, strié concentriquement ; les coupes (fig. 26) et l'observation de parasites occupant des emplacements exceptionnels (fig. 25) montrent qu'en fait cet opercule est conique, en forme de chapeau chinois. Il est toujours présent au-dessus des parasites, même les plus petits, qu'il permet d'ailleurs de déceler. Un tel dispositif operculaire ne se retrouve, à ma connaissance, chez aucun autre Rhizocéphale.

Il est difficile d'élucider le mode de formation de cet opercule qui se montre formé d'anneaux successifs prenant au Mallory la teinte pelure d'oignon de l'épicuticule. Son sommet est occupé par une zone lisse qui correspond sans aucun doute au capuchon épicuticulaire dont nous avons vu la formation très précoce sur le nodule de cellules souches déposé par la cypris. Le parasite tout entier, même au niveau de son opercule protecteur, est constamment entouré d'une couche cuticulaire mince, colorable en bleu par le Mallory, qui l'isole totalement de cet opercule. Celui-ci est, au contraire, intimement soudé par le bord externe de son anneau le plus marginal au tégument du Chthamale. Il semble donc bien que la sécrétion des anneaux operculaires soit assurée par l'hôte, dont l'épithélium externe acquerrait, localement, avant de se rebrousser pour envelopper la masse infère du parasite, suivant un cercle entourant la partie de ce parasite qui affleure, une activité sécrétoire réactionnelle très particulière. La formation de nouveaux anneaux operculaires apparaît ainsi comme liée, de manière absolue, au rythme de mue du Chthamale, les anneaux les plus larges et les plus extérieurs étant de formation récente. La différence d'épaisseur des anneaux operculaires et de la cuticule normale du Chthamale suffit à expliquer, par des raisons purement mécaniques, que l'exuviation de celui-ci, qui n'est nullement inhibée par le *Chthamalophilus*, n'entraîne pas la chute régulière de ce squelette réactionnel. Il en résulte que l'examen des coupes permet d'apprécier l'âge relatif d'un jeune *Chthamalophilus* : pour celui que représente la figure 26, et qui ne mesure pourtant que 122 μ , suivant son grand axe, onze intermues de l'hôte se sont succédées depuis l'installation du parasite ; l'intermue d'un Chthamale adulte durant en moyenne trois semaines, on peut attribuer à ce parasite un âge réel de huit mois environ.

B. - DÉVELOPPEMENT DU NUCLÉUS.

La première ébauche du nucléus est une sphère pleine (fig. 26), dont l'ordonnance cellulaire n'est pas constante.

Bientôt, les cellules du nucléus se disposent en une rangée périphérique, délimitant un interstice. Ici encore on peut observer de nombreuses variations individuelles : le nucléus conserve rarement sa forme arrondie et prend généralement une forme ellipsoïdale ; parfois même il offre un aspect lenticulaire, les deux rangées de cellules qui le constituent étant appliquées l'une contre l'autre, et la lumière interne devenant virtuelle (Pl. VII, 4, 5 et 6).

On peut, dès ce moment, constater que les cellules du nucléus ne sont pas identiques entre elles : plus étroites et plus hautes à l'un des pôles, elles s'abaissent progressivement vers le pôle opposé, sans qu'on puisse assigner à cet axe polaire une orientation définie dans le parasite. Il n'existe à ce stade aucune formation qu'on puisse assimiler à une ébauche ovarienne ou testiculaire.

Le parasite a notablement grandi, mais en conservant son allure massive ; les contours sont toujours suffisamment nets pour qu'on puisse affirmer qu'il est parfaitement dépourvu de racines. Les formes qu'il revêt sont si diverses qu'il est vain de chercher à en donner une description généralisable. Sa croissance ne s'est pourtant pas effectuée également dans toutes les directions : la prolifération du tissu interne s'est essentiellement réalisée au-dessous du nucléus et latéralement par rapport à ce dernier, de telle sorte que la distance qui sépare le nucléus de la région operculaire demeure à peu près constante, la lacune qui le surmonte conservant pratiquement ses dimensions initiales.

Formation de l'ovaire. Bientôt, les cellules les plus élevées de l'ébauche du nucléus s'invaginent à son intérieur (Pl. VIII, 1 et 2). Leur multiplication ultérieure, d'ailleurs très tardive, sera à l'origine de l'ovaire (Pl. VIII, 3 et 4).

Ce qui reste de la cavité du nucléus, après l'invagination ovarienne, même lorsqu'il ne s'agit que d'un espace temporairement presque virtuel, est à l'origine de la future cavité incubatrice qui, à aucun moment, n'est tapissée d'un revêtement cuticulaire.

Il convient de noter que l'orientation de l'ébauche ovarienne, par rapport à l'opercule, paraît bien constante, ce qui témoigne d'une régularisation secondaire de l'orientation polaire du nucléus : lorsqu'elle apparaît, l'invagination ovarienne se développe régulièrement dans un plan parallèle à la base du chapeau operculaire.

Ebauche du testicule. La genèse du testicule est plus difficile à établir ; elle s'avère aussi singulière que le développement ultérieur de cet organe.

Dès le début de l'invagination ovarienne, et avant même que se multiplient les cellules de l'épithélium ovarien, on peut voir de très petites cellules arrondies se frayer un passage entre les cellules de la future cavité incubatrice. D'abord dispersées, ces cellules se groupent en un véritable organe embryonnaire constitué par un amas cellulaire dépourvu de paroi propre, logé à l'intérieur de la future cavité incubatrice et adhérant largement à la paroi de cette cavité. Cet aspect n'est que transitoire : les cellules de l'amas testiculaire viennent bientôt tapisser la surface de la cavité incubatrice embryonnaire, où il est alors difficile de les repérer. Cependant, elles ne recouvrent jamais l'invagination ovarienne (Pl. VIII, 5 et 6).

Il ne m'a pas été possible de déterminer leur provenance. Mais les faits qui viennent d'être signalés sont indiscutables et rigoureusement constants.

L'interprétation que j'en fournis pourrait *a priori* paraître contestable. Elle se trouve pourtant corroborer si parfaitement les observations qu'on peut faire sur la place ultérieure du testicule et donner de l'évolution de celui-ci une explication si cohérente qu'il me paraît difficile de la rejeter. Les hypothèses qu'on pourrait lui substituer ne seraient que des vues de l'esprit et négligeraient un ensemble de faits positifs qui demeureraient totalement incompréhensibles.

La mise en place des trois éléments fondamentaux de l'organisation (cavité incubatrice, ovaire et testicule) étant acquise, le nucléus poursuivra sa croissance sans subir de modifications structurales (Pl. IX, 1 à 4).

Les stades les plus tardifs de la différenciation du nucléus de *Chthamalophilus* montrent ainsi des figures très voisines de celles qu'ont décrites Delage et Smith pour les nucléus les plus précoces qu'ils aient observés chez *Sacculina*.

Selon Delage, les plus jeunes stades qu'il a examinés comportaient déjà un massif ovarien différencié, entouré incomplètement de deux enveloppes épithéliales fusionnées suivant leur marge et dessinant une sorte de cupule ; la plus externe de ces enveloppes est reliée par un canal à l'épithélium externe du parasite ; l'interstice qui les sépare représente le début de la formation de la cavité périsomatique qui est déjà tapissée d'un revêtement chitineux. Delage ne pense pas que ce double revêtement épithélial soit le résultat d'une invagination réelle de l'épithélium externe, mais, « si l'on veut », d'« une invagination,... liée à un processus de bourgeonnement » (p. 627).

D'après Smith, la cavité initiale, formée au contact de l'ovaire, n'est pas la cavité périsomatique, dont l'apparition indépendante serait beaucoup plus tardive, mais la cavité incubatrice à laquelle Delage assignait au contraire une origine secondaire, en la croyant dérivée par délamination de l'épithélium juxta-ovarique de la cavité primordiale.

Mais, par la structure de son nucléus, *Chthamalophilus* semble beaucoup plus proche de *Peltogaster* que de *Sacculina* ; comme l'a montré Smith, l'organogenèse de *Peltogaster* est relativement peu avancée au moment de l'éclosion, bien qu'un testicule soit alors nettement différencié.

C. - CROISSANCE ET ORIENTATION DU NUCLÉUS.

Peu avant son éclosion, le nucléus est le siège d'une croissance dissymétrique très importante qui détermine son orientation définitive.

L'augmentation de volume de l'ovaire se produit d'une manière explosive, cet organe constituant alors un véritable foyer de mitoses.

Au cours de sa croissance, l'ovaire dont la position était latérale et qui s'était développé dans un plan parallèle au tégument de l'hôte, tourne de 90°, venant se placer à l'aplomb de l'opercule, sur le fond de la cavité incubatrice dans laquelle il fait largement saillie (Pl. IX, 1 à 4).

Corrélativement, la cavité incubatrice augmente de volume et la dissymétrie de croissance du nucléus se répercute sur la forme de l'opercule qui prend l'allure d'un bonnet phrygien, son centre étant légèrement déporté sur un côté.

Peu à peu, la lacune sous-operculaire qui surmontait le nucléus s'est comblée. L'extrusion est alors proche.

D. - EXTRUSION DU NUCLÉUS.

Il est facile d'imaginer que l'accroissement rapide du nucléus, localisé sous un opercule rigide et ne disposant d'aucune place pour s'étendre en profondeur, provoque inéluctablement son extrusion.

En effet, il ne semble pas que ce soit le degré de différenciation du nucléus, mais seulement sa croissance qui détermine cette éclosion : comme je le montrerai plus loin, celle-ci peut intervenir alors que le nucléus se présente sous des états assez variés.

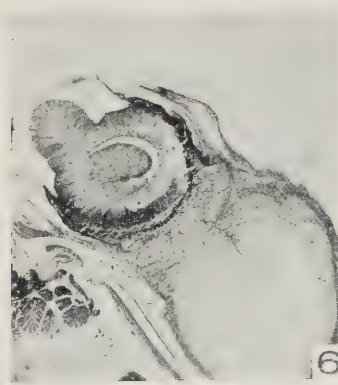
J'ai pu obtenir, sur un exemplaire fixé précisément au stade d'extrusion, un véritable instantané de ce processus d'apparition du parasite extérieur (Pl. IX, 5 à 7).

Au terme de sa croissance, le nucléus se trouve complètement engagé sous le chapeau operculaire et situé au-dessus du niveau de l'anneau operculaire le plus externe. L'opercule cède juste au-dessus de ce dernier anneau qui demeure seul en place, le reste étant rejeté ; cet anneau, évidemment soudé au tégument de l'hôte, constitue le premier élément du pédicule de l'adulte et matérialise la limite entre la masse infère et la région supère en train d'apparaître ; le sac extérieur n'a évidemment acquis, à ce moment, ni sa taille, ni sa forme, ni sa structure définitives, et l'étranglement entre les masses infère et supère est alors très peu marqué.

Il est facile de voir, aux replis des épithéliums de la cavité incubatrice et du futur sac extérieur, que le jeune sac en formation était comprimé sous l'opercule avant son extrusion. La déchirure de cet opercule, au niveau de son anneau basilaire, doit être assez explosive pour libérer tout à coup le jeune parasite extérieur qui se gonfle très rapidement, au contact de l'eau de mer emplissant la chambre incubatrice du Chthamale.

La paroi du jeune sac extérieur se déplisse. Les cellules, précédemment tassées les unes contre les autres, au point que leur individualité était parfois difficile à reconnaître, augmentent nettement de volume, leurs noyaux eux-mêmes paraissant s'accroître.

Du fait de sa protrusion et de son déplissement, la région devenue extérieure exerce sur les tissus sous-jacents une sorte de traction ;



J. BOCQUET-VÉDRINE

PLANCHE IX

Fin de l'évolution du nucléus et extrusion du sac.

- 1 à 4. — Quatre coupes d'une même série dans un individu infère très évolué :
 1) les plissements de l'épithélium, sous l'opercule, sont bien visibles. 2, 3 et 4) autour d'un nucléus, dans lequel les multiplications sont actives, on distingue des déchirures naturelles qui précèdent régulièrement l'extrusion. $\times 100$.
 5, 6 et 7. — Trois coupes d'une même série dans un individu infère, dont le sac est en cours d'extrusion. $\times 100$.

celle-ci se manifeste par l'étirement considérable des cellules conjonctives environnantes, qui deviennent filiformes. Malgré l'élasticité du tissu conjonctif, il arrive même souvent que des ruptures se produisent ; ces lésions paraissent d'ailleurs sans conséquences et ne semblent en aucun cas provoquer l'élimination du jeune parasite dont les tissus se réparent aisément.

Dès son éclosion, le jeune sac extérieur apparaît entouré d'un voile cuticulaire unique, toujours plus ou moins froissé, distendu, et complètement décollé du sac. Ce voile, qui préexistait évidemment sous l'opercule et qui possède les mêmes affinités tinctoriales que la cuticule, constitue le premier revêtement cuticulaire de la jeune masse supère.

E. - ABSENCE DE CAVITÉ PÉRISOMATIQUE.

Les processus de développement du nucléus et d'extrusion du sac extérieur, que nous venons de suivre chez *Chthamalophilus*, n'entraînent à aucun moment, dans les conditions normales, la formation d'une cavité périsomatique.

Malgré son caractère négatif, ce résultat offre un certain intérêt en fonction de l'importance classiquement attribuée à cette cavité.

Il faut rappeler que Smith voyait, dans l'absence de cavité périsomatique chez *Peltogaster*, une des différences essentielles séparant ce genre de *Sacculina*. En fait, des travaux ultérieurs ont montré que ce caractère n'avait pas la valeur fondamentale que lui attribuait l'auteur anglais, dans son mémoire de 1906 : Pérez, au cours de ses recherches sur *Chlorogaster*, a établi l'existence d'une cavité périsomatique dans ce genre pourtant très voisin de *Peltogaster*.

Il montrait ainsi qu'à l'intérieur d'une même famille, la cavité périsomatique peut, suivant les genres, être absente ou présente. L'étude de *Chthamalophilus* vient encore restreindre la portée systématique du caractère : présence ou absence de cavité périsomatique. Normalement absente, celle-ci peut apparaître dans certains cas tératologiques, qui seront étudiés dans le chapitre VII.

CHAPITRE VI

Passage de l'état juvénile à l'état adulte

Aussitôt après son extrusion, le jeune *Chthamalophilus* extérieur présente des caractères encore très éloignés de ceux de l'adulte.

Après avoir décrit cet état juvénile, j'analyserai les transformations dont la région supère est le siège et qui confèrent au *Chthamalophilus* adulte l'organisation étudiée dans la première partie de ce travail.

A. - LE SAC EXTÉRIEUR DU CHTHAMALOPHILUS JUSTE APRÈS SON EXTRUSION.

Les coupes passant par le plan de symétrie, déjà manifeste, du parasite extérieur très juvénile montrent que le sac présente un contour en forme de bec de cane ; il est complètement déjeté d'un côté du pédicule, qui n'est encore marqué que par un seul anneau chitineux ceinturant la base du sac.

L'ovaire, pourtant relativement réduit, mais qui est le seul organe nettement constitué, occupe une position juxta-pédiculaire ; les cellules qui le constituent sont souvent en division, mais ne montrent aucune charge vitelline (Pl. X, 1 et 2).

Une cavité incubatrice, très peu développée, entoure l'ovaire ; cette cavité est parfaitement close, dépourvue de revêtement cuticulaire et le canal qui la mettra ultérieurement en communication avec l'extérieur n'a même pas commencé à se former.

L'épithélium ovarien est constitué d'une assise régulière de cellules qui, sur coupe sagittale, apparaissent de plus en plus hautes quand on suit le contour ovarien d'un bord d'insertion à l'autre, les noyaux occupant une position d'autant plus superficielle que les cellules sont elles-mêmes plus hautes.

La paroi du sac, remarquablement épaisse (Pl. X), comprend :

- 1° un épithélium externe unistratifié, formé d'énormes cellules cubiques qui ont déjà été décrites (p. 485) ;

- 2° un revêtement interne complexe, constitué d'une part de

cellules épithéliales vraies et, d'autre part, d'éléments que j'interprète (p. 544) comme les cellules à partir desquelles s'édifiera le testicule.

L'épithélium ovarien formé, sur l'un des côtés de la base d'insertion de l'ovaire, de cellules élevées, se réfléchit en conservant son caractère et vient tapisser, à proximité de l'ovaire, une zone limitée de la paroi de la cavité incubatrice (Pl. X, 3).

A la suite de cette région, le revêtement interne perd ce caractère régulier : à côté de quelques cellules indiscutablement épithéliales qui ne tarderont pas à manifester une activité sécrétoire, la plupart des éléments superficiels sont de très petites cellules arrondies, à cytoplasme très colorable ; ces cellules, dont certaines sont déjà en division, représentent les initiales du futur testicule (Pl. X, 3).

Il m'a été impossible, aussi bien sur coupes que sur les préparations *in toto* de la paroi, d'établir de façon certaine si ces cellules mâles ne participaient pas, entre les vraies cellules épithéliales, à la constitution de l'épithélium interne ou si elles doubleraient simplement un épithélium interne continu.

J'opterai cependant plutôt pour cette seconde solution que paraissent bien étayer les observations faites sur les nucléus en voie de différenciation.

La zone revêtue par ces initiales testiculaires est assez difficile à délimiter. Elle ne s'étend cependant guère au-delà de la région opposée au pôle libre de l'ovaire. Au-delà, et jusqu'au niveau du pédicule, le revêtement épithélial banal, fait de grandes cellules aplaties, devient régulier.

3° Un ensemble de cellules polygonales, isodiamétriques, disposées sur trois ou quatre épaisseurs entre les épithéliums externe et interne.

A ce moment, aucune différenciation ne s'est encore produite dans ces cellules, qui possèdent toutes un cytoplasme relativement peu dense et un petit noyau central, arrondi, uninucléolé, mais qui donneront ultérieurement la musculature et le conjonctif pariétal du *Chthamalophilus*.

Aucune trace de système nerveux n'a pu être mise en évidence.

Cette description suffit à montrer combien l'organogenèse du sac extérieur, peu après son extrusion, est encore éloignée de son terme et combien la différenciation cellulaire même est encore peu marquée.

B. - ACQUISITION DE LA STRUCTURE DÉFINITIVE DU SAC EXTÉRIEUR DE CHTHAMALOPHILUS

Les modifications essentielles qui marquent le passage de l'état juvénile à l'état adulte sont les suivantes :

- 1° migration de l'ovaire.
- 2° développement de la cavité incubatrice.
- 3° formation et percée du canal mésentérique.

- 4° formation du testicule.
- 5° individualisation du ganglion nerveux.
- 6° différenciation de la musculature.

De ces transformations, les cinq premières interviendront simultanément et entraîneront une modification notable de la forme du sac extérieur ; quant à la différenciation musculaire, qui n'apparaîtra que très tardivement, elle ne présente aucune particularité digne d'être signalée, l'allongement des cellules musculaires entraînant, toutefois, une diminution très notable d'épaisseur de la paroi.

1. - Migration de l'ovaire.

Au cours de la croissance du *Chthamalophilus* extérieur, l'ovaire, qui, juste après l'éclosion, occupait une position juxta-pédiculaire, tourne, dans le plan sagittal, d'environ 180° pour occuper sa position définitive, presque à l'opposé du pédicule. On peut suivre (Pl. X, 3 et 5, et Pl. XI, 1 et 2) les étapes de cette rotation, qui se produit très progressivement, l'ovaire occupant successivement toutes les positions intermédiaires.

Les hautes cellules de l'épithélium ovarique, bien visibles sur les coupes sagittales, sont toujours situées du côté de l'ovaire vers lequel cette rotation s'effectuera.

Cette migration ovarienne est évidemment le résultat d'une croissance différentielle de la paroi. Pendant qu'elle s'accomplit, l'ovaire augmente très notablement de volume, en même temps que la cavité incubatrice dans laquelle il fait de plus en plus largement saillie.

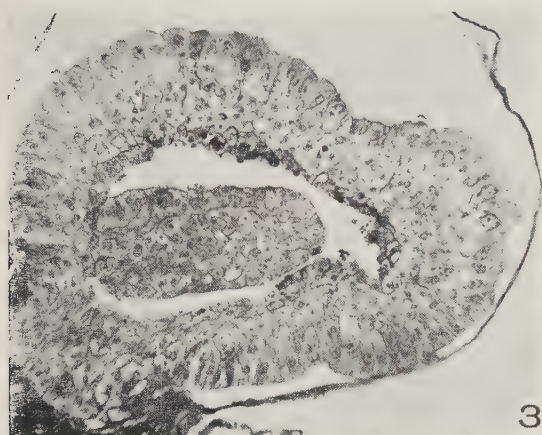
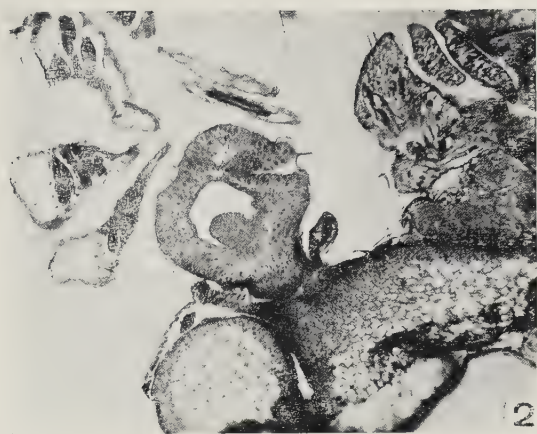
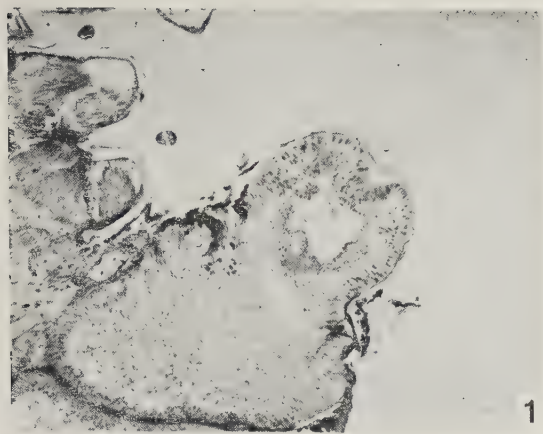
2. - Développement de la cavité incubatrice.

L'analyse des stades qui conduisent jusqu'à l'état adulte fait bien ressortir que la cavité du nucléus ne représente finalement qu'une portion très réduite de la cavité incubatrice définitive. Au cours de la migration et de la croissance ovarienne, la cavité augmente corrélativement de volume, mais cet accroissement, nullement homothétique, ne porte que sur une partie très limitée de la cavité juvénile. On retrouve cependant déjà dans celle-ci l'origine des trois formations principales que nous avons été amenés à distinguer chez l'adulte : canal mésentérique, gouttière, et cavité au sens strict du terme.

Je montrerai, dans le paragraphe suivant, que les hautes cellules de l'épithélium interne de la paroi donneront le canal mésentérique.

Toute la région doublée d'initiales testiculaires formera le testicule pariétal, qui sera bientôt délimité par une bande de cellules un peu plus hautes que les cellules épithéliales internes typiques. Après détachement du testicule, l'empreinte de cette région subsistera sous la forme d'une gouttière, bordée d'un bourrelet (Pl. IV, 1 et 2).

Enfin, la multiplication des cellules épithéliales banales assurera le revêtement continu de la cavité incubatrice à proprement parler. L'activité sécrétoire de cet épithélium s'amorcera très vite et le pro-

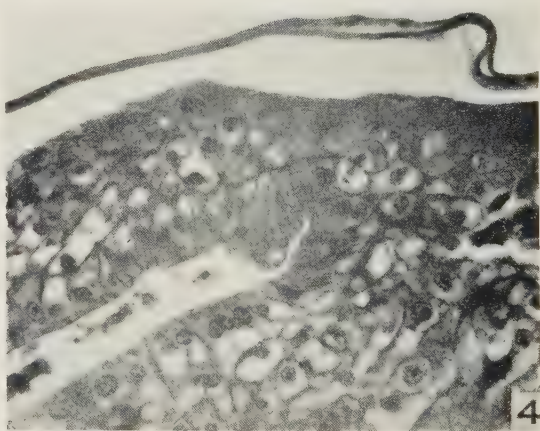
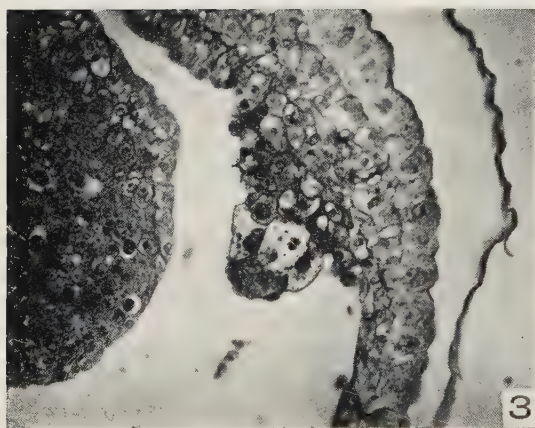
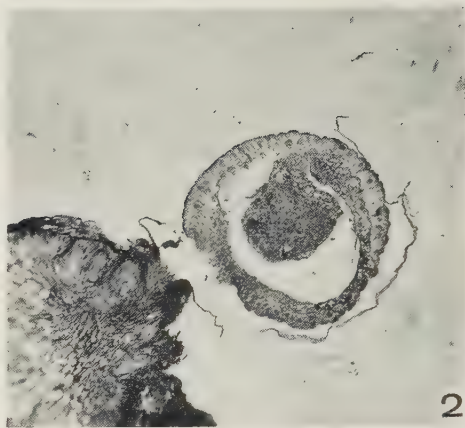


J. BOCQUET-VÉDRINE

PLANCHE X

Structure du sac juvénile de *Chthamalophilus*.

1. — Sac jeune dans lequel l'ovaire est à peine développé. $\times 85$.
2. — Sac jeune dans lequel la position juxta-pédiculaire de l'ovaire est bien visible. $\times 85$.
3. — Sac jeune en coupe sagittale dans lequel l'ovaire commence à effectuer sa migration. Sur la paroi interne du sac, on distingue nettement les cellules testiculaires. $\times 250$.
4. — Coupe dans un sac jeune, montrant l'aspect assez particulier de l'épithélium externe encore plissé du sac extérieur. $\times 250$.
5. — Sac jeune en coupe transversale, montrant le processus de migration de l'ovaire. Le testicule est déjà développé. $\times 85$.



J. BOCQUET-VÉDRINE

PLANCHE XI

Evolution du sac juvénile.

- 1 et 2. — Sacs dans lesquels la migration de l'ovaire s'est opérée et dont le canal mésentérique est formé, sans que le cloaque soit ouvert. Chez ces deux individus, le testicule juvénile était constitué. Il n'est cependant bien visible que sur la photographie 1. 1 : $\times 85$, 2 : $\times 100$.
3. — Aspect du testicule juvénile localisé à l'orifice interne du canal mésentérique. $\times 350$.
4. — Détail du canal mésentérique dans la région où il s'ouvrira vers l'extérieur. Une mitose est bien visible au fond de ce canal dont la lumière est encombrée de sécrétion. $\times 800$.

duit élaboré au cours de ce premier cycle de sécrétion sera rejeté dans la cavité incubatrice avant qu'ait lieu la première ponte du *Chthamalophilus*, devenu alors physiologiquement adulte.

3. - Formation et percée du canal mésentérique.

Malgré le revêtement cuticulaire qui le tapisse chez l'adulte, le canal mésentérique ne résulte pas d'une invagination de l'épithélium externe de la paroi.

Il se constitue, au contraire, à partir de cellules (cellules basales de l'épithélium ovarique situées du côté de l'ovaire le plus éloigné du pédicule, et cellules de l'épithélium interne, en continuité avec les précédentes) de la cavité incubatrice.

J'ai pu suivre la formation de ce canal pratiquement jusqu'à son terme, alors que seule une couche de cellules s'opposait encore à sa jonction avec l'épithélium externe, corrélatrice de son percement définitif. Les photographies représentées Pl. XI, 2 et 4, montrent le canal mésentérique à ce stade. C'est une succession de mitoses, dont l'une est visible Pl. XI, 4, qui assure la progression du front du canal au travers du conjonctif et l'amène finalement au contact de l'épithélium externe.

L'ouverture du débouché externe du canal est vraisemblablement tardive, mais je n'ai pu, malgré l'intérêt biologique d'une telle information, m'assurer si elle suivait ou précédait au contraire la première ponte.

En tout cas, il est certain qu'aucun revêtement cuticulaire n'apparaît au-dessus des cellules du canal avant que s'établisse la communication de celui-ci avec l'extérieur ; ces cellules sont cependant le siège d'une sécrétion précoce qui encombre la lumière du canal avant son achèvement (Pl. XI, 4). C'est seulement à la fin du cycle d'intermue qui succède immédiatement à la percée du canal, qu'apparaît pour la première fois, sur toute sa longueur, un revêtement cuticulaire en parfaite continuité avec celui de l'épithélium externe.

4. - Formation du testicule.

La mise en place des cellules génitales mâles a été précisée lors de l'étude du nucléus et la position de ces cellules dans le sac extérieur juvénile vient d'être définie.

La formation et la structure juvénile du testicule ont été décrites en même temps que l'évolution de cet organe chez l'adulte.

5. - Individualisation du ganglion nerveux.

Je n'ai pu recueillir que des renseignements assez imprécis sur la formation du ganglion nerveux. Je puis cependant affirmer que son individualisation est assez tardive, et qu'elle se produit seulement après la migration de l'ovaire, ou tout au moins lorsque celle-ci est déjà presque achevée.

Il semble qu'une invagination de l'épithélium externe soit, comme chez la Sacculine, à l'origine du ganglion nerveux. J'ai effectivement observé de tels débuts d'invagination, au voisinage de la région où se percera le canal mésentérique. Les stades correspondants n'étaient cependant pas suffisamment avancés pour autoriser une interprétation certaine. Ces réserves sont d'ailleurs d'autant plus expresses que, dans certains cas, alors que le canal est sur le point de s'ouvrir, on peut voir à son extrémité une sorte de trifurcation, dont l'une des branches pourrait être également interprétée comme une invagination nerveuse.

En toute objectivité, il est impossible de statuer sur ce problème tant que des documents plus convaincants, mais dont l'obtention reste des plus aléatoires, n'auront pas été réunis.

CHAPITRE VII

Variabilité du développement et formes tératologiques de *Chthamalophilus delagei*

Dans les deux chapitres précédents, j'ai tenté de donner une description aussi normalisée que possible du cycle de développement de *Chthamalophilus delagei*.

L'exposé de cette évolution type m'a cependant forcée à négliger les déviations plus ou moins accusées que j'ai observées, sur les quelques quatre cents parasites que j'ai utilisés à des fins histologiques ; il importe maintenant de donner une idée des variantes les plus remarquables que j'ai rencontrées au cours de ce travail, et qui témoignent bien, comme l'ont déjà indiqué Delage et Smith pour *Sacculina* et Pérez pour *Chlorogaster*, que l'évolution du *Chthamalophilus* est loin d'être absolument stéréotypée.

Les premières manifestations de cette variabilité apparaissent dans les degrés de différenciation passablement divers qu'offre le nucléus au moment de l'extrusion du jeune sac extérieur, tout se passant comme si ces deux phénomènes étaient, dans une mesure assez large, indépendants l'un de l'autre. L'ovaire en particulier, qui est normalement bien développé et se présente comme une hernie arrondie dans la cavité incubatrice, peut être, dans certains cas, nettement moins individualisé (Pl. X, 1) ; sa limite est alors assez franche en profondeur au niveau du pédicule, mais l'ensemble des cellules ovariennes est loin d'être inclus dans la formation proéminente normale. Une fois même, toujours au même stade d'extrusion, cet ovaire était encore totalement absent, même en profondeur. Dans la très grande majorité des cas, il semble qu'une régulation ultérieure intervienne, et la structure des adultes est, dans l'ensemble, remarquablement homogène.

Cependant, quelques individus exceptionnels, réellement monstrueux, ont été trouvés qui résultent soit de leur maintien à l'état infère, soit d'une double différenciation de leur nucléus, soit enfin de la réalisation, dans un sac extérieur apparemment normal, d'une duplication organique partielle.

1. - Sur deux des exemplaires étudiés qui faisaient, je le rappelle, partie d'une collection de plus de 1.000 *Chthamalophilus*, la différenciation de la masse viscérale s'était poursuivie alors que l'extrusion d'un sac extérieur, pour une raison indéterminée, n'avait pu se produire. Les photographies (Pl. XII, 1 à 4) et le schéma représenté par la figure 27 correspondent à l'une de ces anomalies.

Ils montrent qu'une cavité s'est formée au-dessus du nucléus et, se prolongeant en profondeur, est venue entourer incomplètement celui-ci, dont la différenciation ne s'est pas trouvée inhibée, malgré sa situation infère anormale. Sur l'exemplaire photographié, l'épithélium de cette cavité anormale, que l'on doit interpréter comme périsomatique, avait sécrété plusieurs couches cuticulaires. A partir du nucléus s'étaient développés un ovaire bien constitué, dont les ovocytes ne présentaient pourtant aucune

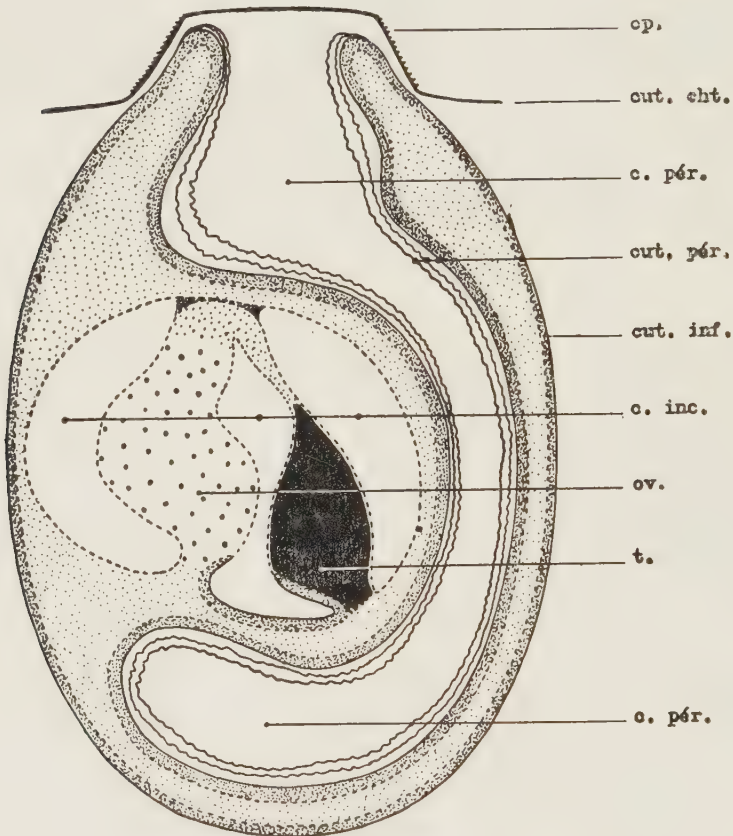
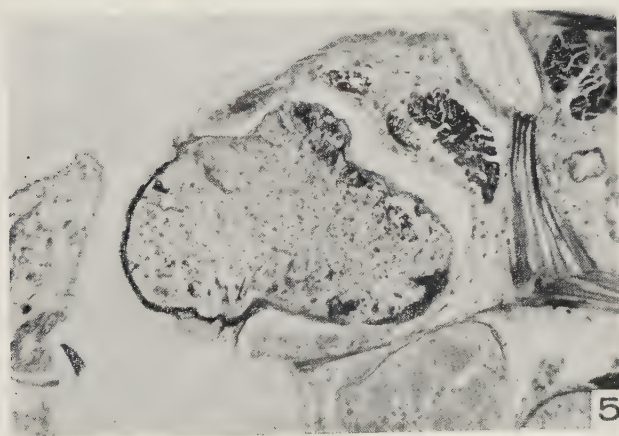
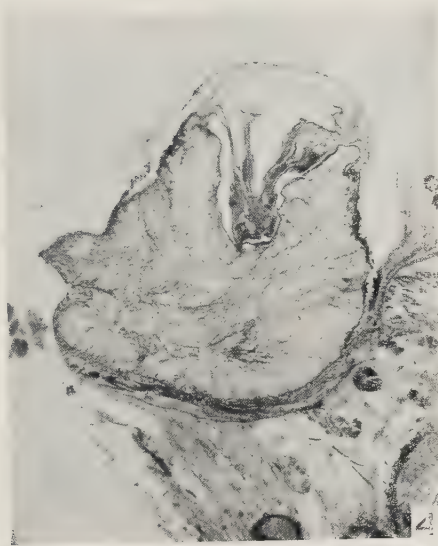
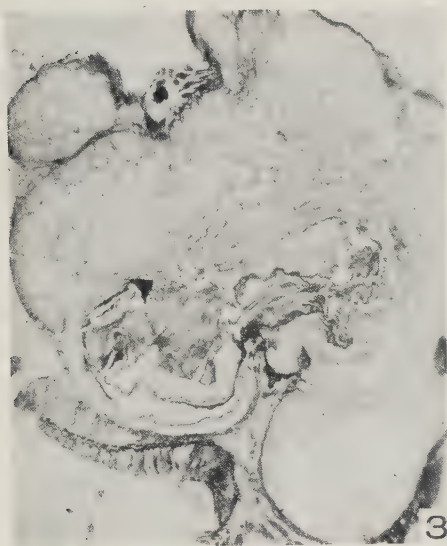
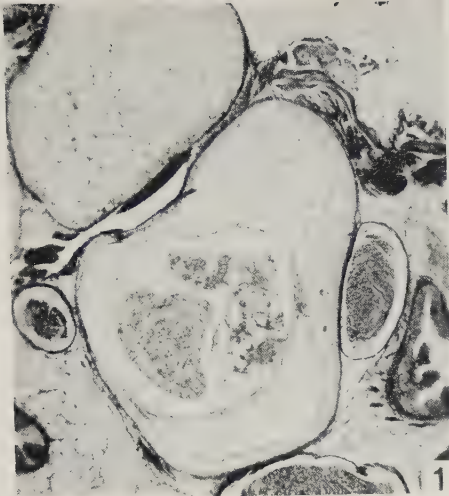


FIG. 27
Chthamalophilus delagei anormal.

Le parasite est demeuré infère, mais sa différenciation s'est poursuivie ; il s'est constitué une cavité périsomatique.

(*c. inc.*, cavité incubatrice ; *c. pér.*, cavité périsomatique ; *cut. cht.*, cuticule du Chthamale ; *cut. inf.*, cuticule revêtant le parasite infère ; *cut. pér.*, cuticule de la cavité périsomatique, et exuvies antérieures de cette cavité ; *op.*, opercule ; *ov.*, ovaire ; *t.*, testicule).

charge vitelline et un testicule aussi évolué que celui d'un parasite extérieur dont le canal mésentérique est sur le point de se percer ; les positions respectives du testicule et de l'ovaire étaient normales, et il semble donc que la migration de l'ovaire avait eu lieu ; quant à la cavité incubatrice, évidemment de forme beaucoup plus complexe que chez un individu normal, elle avait donné naissance à un canal mésentérique qui demeurait cependant fermé à son extrémité.



J. BOCQUET-VÉDRINE

PLANCHE XII

- 1 à 4. — Coupes à différents niveaux d'un individu dont la différenciation s'est poursuivie, sans que le sac devienne extérieur : 1 et 2) vues du testicule et de l'ovaire ; 3 et 4) une cavité périsonique encombrée de couches cuticulaires s'est constituée. Le même individu est représenté schématiquement par la figure 27. $\times 100$.
5. — *Chthamalphilus* mort sur le point d'être rejeté par son hôte. Le décollement à la périphérie du parasite est bien visible et permet de distinguer l'épithélium de l'hôte qui a conservé son intégrité. $\times 100$.

Chez les *Chthamalophilus* normaux, la croissance du nucléus entraîne l'élimination de la capsule operculaire et l'extrusion s'accompagne d'une sorte de traction exercée sur les tissus sous-jacents. Il résulte des travaux de Pérez sur *Chlorogaster* que la sortie du sac viscéral, consécutive à la mue du Pagure et résultant de l'absorption d'eau qui accompagne cette mue, est largement facilitée par la dévagination de la cavité périsomatique. Dans le cas de *Chthamalophilus*, la sortie du sac extérieur ne présente aucun rapport avec la mue du Chthamale ; les tissus de l'hôte ne sauraient d'ailleurs exercer une action mécanique suffisamment efficace pour provoquer l'extrusion, même en présence d'une cavité périsomatique. Il ne semble donc pas que l'extrusion d'un sac extérieur, anormalement demeuré en position infère, ait la moindre chance de se produire ultérieurement, les individus correspondants paraissant bien voués à un échec total.

2. - Le nucléus de *Chthamalophilus* reste normalement unique. J'ai cependant rencontré un exemplaire qui prouve la possibilité d'une différenciation double.

Cet individu possédait un sac extérieur encore jeune (le canal mésentérique n'étant pas percé) mais de structure normale ; dans le pédicule s'engageait profondément un long repli de l'épithélium interne de la paroi de ce sac. Cette invagination était en rapport avec l'ébauche d'un second sac demeuré interne, d'aspect anormal, renfermant deux masses cellulaires dont l'une était sûrement un ovaire, l'autre, de contour irrégulier, représentant sans doute un testicule.

Le jumelage, fort singulier, de ces deux différenciations implique qu'elles étaient issues d'un nucléus unique ; on peut en inférer que certains territoires au moins de l'épithélium interne de *Chthamalophilus* possèdent des potentialités organogénétiques très élevées.

3. - Enfin, au cours des dissections qu'a nécessitées l'étude embryologique du *Chthamalophilus*, j'ai observé un individu possédant, à l'intérieur d'une masse infère d'aspect parfaitement normal, deux ovaires accolés et deux canaux mésentériques aboutissant à un orifice cloacal commun. Autant que j'aie pu le déterminer, ce *Chthamalophilus* extérieur double présentait un plan de symétrie normal, défini par l'axe pédiculaire d'une part et par les deux canaux mésentériques d'autre part.

TROISIÈME PARTIE

Biologie de *Chthamalophilus delagei*

Par son organisation définitive et par son cycle de développement, *Chthamalophilus delagei*, malgré son ectoparasitisme, s'avère bien, sinon un Rhizocéphale classique, ce terme pouvant être réservé aux parasites dont le cycle est calqué sur celui de la Sacculine, du moins un Rhizocéphale indiscutable.

La biologie de *Chthamalophilus delagei* va au contraire nous révéler que, tant au point de vue de sa croissance que de son éthologie parasitaire, cette espèce présente des particularités assez remarquables qui, venant se joindre au caractère externe de son parasitisme, achèvent de la singulariser au sein du sous-ordre des Rhizocéphales.

CHAPITRE VIII

Croissance et mue de *Chthamalophilus delagei*

Alors que les Arthropodes offrent, dans leur ensemble, des modalités de croissance remarquablement homogènes, les Cirripèdes présentent, à cet égard, des particularités qui suffiraient à les singulariser.

Si les processus de mue sont assez bien connus chez les Cirripèdes non parasites, ils n'ont jamais fait l'objet d'une étude spécialisée chez les Rhizocéphales. Cependant, dans ce sous-ordre où les caractères très particuliers de la croissance cirripédienne peuvent encore être reconnus, l'adaptation à une vie parasitaire a entraîné un certain nombre de modifications locales supplémentaires.

Nous allons ainsi retrouver chez *Chthamalophilus*, en étudiant la croissance de chacune des trois régions topographiques distinguées chez l'adulte (sac extérieur, pédicule, région infère); une sorte de tryptique des modalités de croissance des Arthropodes en général, des Cirripèdes en particulier, et enfin des Crustacés parasites.

A. - CROISSANCE ET MUE DU SAC EXTÉRIEUR.

Après son extrusion, le sac extérieur augmente progressivement de volume, sa croissance étant conditionnée par des mues successives dont le mécanisme est assez singulier.

L'étude de la mue s'est avérée assez délicate ; les observations sur le vivant n'ont jamais pu être poursuivies longtemps, les parasites ne pouvant être conservés en élevage plus de quelques heures ; aussi le cycle d'intermue, dont le découpage a été basé sur les critères embryologiques utilisés pour l'établissement des cycles ovarien et testiculaire, a-t-il été déduit de l'examen de coupes histologiques.

Si on examine à la loupe binoculaire un certain nombre de *Chthamalophilus* extérieurs, on constate que le sac supère est très généralement entouré d'une couche cuticulaire transparente, bien tendue, et largement décollée du parasite, sauf au niveau du pédicule où elle s'insère. On distingue parfois, à l'aplomb de l'orifice du canal

mésentérique, un vestige de la mue de ce canal. La place de l'orifice de ponte est cependant obturée par une pastille chitineuse blanchâtre, qui vient ainsi clore parfaitement ce revêtement.

Si l'on perce cette vésicule à l'aide d'une très fine aiguille, il est facile d'en dégager, sans le léser, le parasite. L'enveloppe externe, une fois crevée, s'affaisse, se plisse, se rétracte autour du pédicule, sans manifester de rigidité propre. On peut alors constater que la masse viscérale est recouverte d'une seconde couche cuticulaire, proximale, fixée comme la première sur le pédicule, étroitement appliquée contre l'épithélium externe de la paroi et qui s'engage dans le canal mésentérique.

L'état de tension du revêtement cuticulaire le plus extérieur ne peut s'expliquer que par la présence, dans l'espace compris entre les deux couches cuticulaires, d'un liquide ayant une pression osmotique plus élevée que celle de l'eau de mer.

Un véritable coussin élastique enveloppe ainsi de toute part la région extérieure du parasite et lui assure une protection efficace qui compense la fragilité de ses structures extérieures.

L'analyse de coupes histologiques permet de comprendre la signification des deux couches cuticulaires le plus souvent simultanément présentes ; celles-ci se colorent en bleu au Mallory sur pratiquement toute leur épaisseur ; un reflet orangé de leur surface la plus externe est le seul témoignage de l'existence d'une épicuticule extrêmement mince.

La superposition de ces deux cuticules ne peut être interprétée comme l'indice de la préparation d'une mue prochaine, c'est-à-dire être comparée au stade D₂ des Crustacés Décapodes : le revêtement le plus externe, complètement dégagé, même au niveau du canal mésentérique, des formations sous-jacentes, représente une mue antérieure qui, au lieu de subir une exuviation normale, demeure en place pendant presque toute la durée de l'intermue consécutive à son rejet partiel.

Au stade où les œufs viennent d'être pondus dans la cavité incubatrice et avant qu'ils soient entrés en segmentation, il ne subsiste qu'un revêtement cuticulaire unique autour du sac extérieur. Cette cuticule est alors nettement décollée de la paroi, dont elle est séparée, même au niveau de l'orifice cloacal. A la surface de l'épithélium externe apparaît une sécrétion, particulièrement abondante au voisinage de cet orifice ; cette sécrétion se colore en bleu par le Mallory, comme la cuticule, et sa nature polysaccharidique est très vraisemblable. Cependant, son aspect granuleux, son épaisseur irrégulière, les discontinuités qu'elle présente sur les coupes autorisent à penser qu'il s'agit là, non d'une couche chitineuse en formation, mais d'une sécrétion liquide ou visqueuse sur le vivant et dont la consistance a été modifiée par les fixateurs. Cet état, qui ne semble pas pouvoir être assimilé au résultat de l'hydrolyse des constituants organiques, par laquelle débute toute préparation à la mue, est bien visible sur la coupe représentée par la figure 9.

Un peu plus tard, alors que les embryons sont en voie d'épibolie, on peut discerner à la surface de l'épithélium externe une mince

cuticule, étroitement appliquée contre les cellules qui viennent de la sécréter. Dès ce moment, le sac extérieur a réacquis sa double protection cuticulaire. Quant au produit de sécrétion précédemment formé, c'est vraisemblablement de sa dissolution dans le liquide emplissant l'espace compris entre les deux couches cuticulaires que résulte la pression osmotique relativement élevée de ce liquide. Ainsi s'explique que le revêtement cuticulaire le plus externe, soumis à une tension régulière, augmente notablement de surface et puisse envelopper la nouvelle cuticule proximale déjà plus grande que l'ancienne, devenue entre temps externe.

A la fin de l'épibolie des embryons, la structure précédente persiste, mais la nouvelle cuticule proximale s'est légèrement épaissie.

Le décollement de cette couche proximale s'amorce au moment où se différencie, chez les embryons incubés, l'ébauche de l'unique paire d'appendices. Il paraît déjà assez accusé, mais ne s'étend pas encore au revêtement du canal mésentérique ; il se peut d'ailleurs qu'il ne soit pas, en réalité, aussi accentué que l'indiquent les coupes, la fixation entraînant inévitablement une certaine rétraction tissulaire. Ce décollement précoce n'en demeure pas moins incontestable, la cohésion de l'épithélium externe avec son revêtement cuticulaire étant, dès ce stade, devenue pour le moins très faible.

Si certains *Chthamalophilus* renfermant des cypris proches de l'éclosion montrent toujours le double revêtement cuticulaire qui existait depuis le début de la gastrulation des embryons, d'autres ne possèdent déjà plus qu'une seule couche squelettique. Il semble donc que la disparition de l'enveloppe cuticulaire la plus externe se situe très peu de temps avant l'émission larvaire ; il n'en restera, tout au plus, que des lambeaux fripés, attachés encore à l'anneau pédiculaire, et formant comme un involucre temporaire à la base du sac supère. A un tel stade, la couche cuticulaire proximale, qui subsiste seule, apparaît déjà distendue et bien décollée, sauf au niveau du canal mésentérique ; sa cohésion avec l'épithélium externe reste cependant encore suffisante pour qu'elle soit entraînée dans les contractions violentes du sac supère, alors que le revêtement cuticulaire le plus extérieur, quand il subsiste, n'est au contraire jamais affecté par ces mouvements.

La déhiscence naturelle de cette dernière couche est difficile à expliquer. On peut supposer que, du fait de la croissance de la masse supère, la cuticule extérieure, soumise à des tensions trop importantes, finit par se rompre. Mais il est également possible que des modifications physico-chimiques de la cuticule extérieure aboutissent, à un stade donné, au rejet de la mue. Il faut en outre remarquer que cette élimination n'est pas rigoureusement inéluctable : elle n'a quelquefois pas lieu avant l'expulsion des cypris qui, au sortir de la cavité incubatrice, restent alors temporairement emprisonnées entre les deux couches cuticulaires du parasite.

L'obturation de l'orifice du canal mésentérique par un bouchon chitineux doit suivre de très près la libération des larves, et précéder le décollement complet, affectant cette fois le canal mésentérique, de la cuticule proximale.

Entre l'extrusion du jeune sac extérieur et la réalisation de l'état adulte, la masse supère subit une croissance importante ; celle-ci s'effectue au cours d'une succession de mues comme l'atteste la présence de nombreux anneaux pédiculaires chez les individus dont le canal mésentérique est en cours de percement.

Au moment même de l'extrusion, lors de la chute de l'opercule nous avons vu que la couche cuticulaire qui doublait cet opercule se déplisse, entourant la masse viscérale qui vient d'éclore d'un voile unique largement décollé des tissus. Un second cycle d'intermue s'amorce très peu de temps après l'extrusion, et se manifeste par l'apparition d'une première sécrétion polysaccharidique, suivie de la formation d'une couche cuticulaire proximale. L'absence d'embryons dans la cavité incubatrice des formes juvéniles empêche naturellement de suivre les premiers cycles d'intermue avec autant de précision que chez l'adulte. Mais, les taux de croissance étant alors particulièrement élevés, les multiplications cellulaires sont si importantes qu'elles entraînent, peu après le décollement d'une cuticule proximale, la formation de replis pariétaux nombreux et profonds dont la seule présence suffit à caractériser ce stade dans l'intermue.

En résumé, les processus de croissance du sac supère de *Chthamophilus delagei* rappellent d'assez près ceux des Crustacés typiques. Les phases essentielles d'un cycle d'intermue se retrouvent pour cette région de *Chthamophilus*.

Le décollement de la couche cuticulaire d'ordre $(n + 1)$, qui peut être assimilé au stade D_0 du cycle d'intermue des Crustacés Décapodes (Drach, 1939, 1944), intervient cependant un peu avant que l'exuviation, très retardée, de la couche cuticulaire d'ordre n soit effective. Il en résulte que, du stade A au stade D_0 du cycle d'intermue, coexistent deux revêtements cuticulaires appartenant à deux cycles successifs et que c'est seulement pendant le temps très court séparant les stades D_0 et D_1 qu'un revêtement cuticulaire unique, d'ailleurs largement décollé de l'épithélium sous-jacent, protège le *Chthamophilus*. C'est à ce moment que s'effectue, normalement, la libération des cypris. L'exuviation, qui a généralement lieu à la fin du stade D_2 , est reportée, dans le cas de *Chthamophilus*, au stade D_0 du cycle suivant, ce retard constituant la seule anomalie de ce cycle de mue.

Il faut également souligner que le revêtement tégumentaire du sac, indemne de toute minéralisation, présente des capacités d'extension pour le moins inhabituelles ; celles-ci sont sans doute liées à une structure chimique très particulière de la cuticule de *Chthamophilus*.

Remarquons enfin que le mode de croissance du sac supère de *Chthamophilus* est aussi très différent de celui des sacs externes de Sacculinidae ou de Peltogasteridae.

Chez ces Rhizocéphales, en effet, les modalités de la croissance du parasite externe sont très comparables à celles de la muraille des Cirripèdes Operculés (abstraction faite bien entendu des problèmes particuliers que soulève la minéralisation de ces derniers) : il n'y a pas de mue de la face externe du manteau, mais simplement épaississement progressif du tégument, par addition de couches cuticulaires nouvelles entre l'épithélium sécréteur et les lames cuticulaires précédemment formées (Delage, 1884, p. 449).

B. - CROISSANCE PÉDICULAIRE.

Du point de vue de sa croissance, le pédicule de *Chthamalphilus*, défini morphologiquement comme la région grêle reliant les masses infère et supère, mérite une attention particulière.

Simple constriction limitée par une bague cuticulaire séparant les masses infère et extérieure au moment de l'éclosion du nucléus, le pédicule ne cesse de s'allonger pendant toute la vie de l'animal. Il reste cependant relativement court chez la très grande majorité des individus adultes et ne devient très long, par rapport aux dimensions du sac extérieur, atteignant presque 1 mm de longueur, que chez de rares parasites exceptionnellement âgés ; on conçoit aisément que cet allongement, corrélatif d'une diminution de diamètre, en augmentant d'une part les chances mécaniques de rupture du parasite et en entraînant d'autre part une moins bonne nutrition de la masse viscérale, constitue un signe de la sénescence et de la mort prochaine d'un *Chthamalphilus*.

Les processus de cette croissance pédiculaire sont complexes ; c'est l'examen de coupes fixées au Bouin et colorées au Mallory qui permet de les interpréter avec le plus de sécurité.

Il convient d'étudier séparément la croissance du pédicule *sensu stricto* et du pédicule basal, c'est-à-dire des deux régions que nous avons été amenés (Chapitre III. I, B) à distinguer dans le pédicule défini morphologiquement.

I. - Croissance du pédicule *sensu stricto*.

Le revêtement cuticulaire du pédicule *sensu stricto* ne subit aucune exuviation ; son accroissement en longueur est exclusivement déterminé par l'apposition, à proximité immédiate de la masse supère, de nouvelles couronnes cuticulaires, dont la formation est strictement corrélatrice des mues périodiques que subit le sac extérieur.

L'observation détaillée du revêtement cuticulaire du pédicule nous a montré que la cuticule qui enveloppe immédiatement le sac extérieur était fixée sur la couronne cuticulaire la plus distale du pédicule, cet anneau étant uniformément teinté en jaune par le Mallory. Lors de la mue suivante du sac extérieur, la nouvelle cuticule protectrice de cette masse supère s'attachera de même sur une nouvelle couronne cuticulaire, édifiée en position distale par rapport à la précédente. Il faut considérer que, seules, les cellules épithéliales qui sont situées suivant une couronne juxta-pédiculaire, au niveau où se produit l'évasement brutal de la masse supère, se divisent et participent à l'édification de ce nouvel anneau cuticulaire ; leur physiologie sécrétoire, sûrement très singulière, assure en cet endroit l'édification d'un squelette de composition assez aberrante. Le renouvellement de ce processus entraîne évidemment une croissance en lon-

gueur du pédicule, dont toute formation squelettique antérieure devient un élément permanent de l'organisme.

Cette interprétation explique clairement l'épaisseur du manchon tégumentaire et les annulations superficielles du pédicule ; elle permet, en outre, de comprendre, les anneaux successifs étant assez fortement inclinés par rapport à l'axe pédiculaire et se recouvrant légèrement dans leur partie profonde, pourquoi le pédicule, devenu très long chez les individus très âgés, présente une diminution progressive de diamètre dans sa partie distale.

La croissance en longueur du pédicule *sensu stricto* s'effectue donc sans mue et se localise exclusivement à son extrémité distale.

Ce mode de croissance est si différent de celui qu'on connaît chez la majorité des Crustacés qu'il convient maintenant de voir dans quelle mesure il est réellement exceptionnel ; il est, d'autre part, fort intéressant de comparer brièvement le pédicule de *Chthamalophilus*, qui s'accroît, à celui de la Sacculine, qui n'est le siège d'aucune croissance.

En fait, la croissance des Cirripèdes non parasites offre, elle aussi, des particularités très remarquables qui la rapprochent de celle du pédicule de *Chthamalophilus*.

La croissance de Cirripèdes Operculés (*Balanus crenatus* par exemple), dans la région où les pièces operculaires sont reliées aux plaques de la muraille, en fournit un bon exemple. On sait qu'un anneau squelettique souple sert de charnière entre la muraille et l'opercule. Cet anneau subit des exuviations qui n'intéressent en rien les plaques calcaires du test.

L'observation de coupes orientées perpendiculairement à la base de la Balane montre que la face interne de chacune des pièces de la muraille, au-dessus de la charnière, et la face externe de chaque pièce scutale et tergale sont tapissées d'épicuticule formant une série d'écailles dont l'ensemble dessine un feston. Chacune de ces écailles correspond, bien entendu, dans l'espace, à une bande épicuticulaire horizontale légèrement concave, l'ensemble du revêtement épicuticulaire de cette région résultant de la juxtaposition de telles bandes horizontales, dont les plus récentes sont les plus voisines de la charnière operculaire. Une nouvelle bande est sécrétée au cours de chacune des périodes préexuviales. Sur la crête séparant deux bandes épicuticulaires jointives reste souvent accroché un lambeau squelettique, attestant qu'à chaque exuviation un décrochement s'est produit, en même temps que la charnière operculaire abandonnait sa mue.

Ce mécanisme est tout à fait comparable à celui qu'on rencontre chez *Chthamalophilus delagei*, l'épicuticule des plaques calcaires correspondant au manchon pédiculaire et la charnière operculaire pouvant être, si l'on se place évidemment au seul point de vue de l'exuviation, comparée au sac extérieur du parasite.

Le parallélisme entre ces modes de croissance si singuliers apporte une preuve supplémentaire de la parenté, lointaine sans doute, mais certaine, des Cirripèdes et des Rhizocéphales.

Quant aux différences, apparemment fondamentales, qui existent entre le pédicule du *Chthamalophilus* et celui de la Sacculine, elles résultent simplement du fait que la surface extérieure de la

Sacculine externe ne mue pas. La mue de la masse extérieure du *Chthamalophilus* conditionnant la croissance pédiculaire chez ce parasite, on conçoit donc que le pédoncule de la Sacculine ne puisse subir aucune croissance.

Aucune croissance diamétrale du pédicule n'accompagne son allongement. Le rétrécissement distal que l'on observe chez les vieux parasites est définitif. Il n'est cependant pas exclu que les cellules épithéliales, sur toute l'étendue du pédicule, contribuent à accroître peu à peu l'épaisseur du revêtement squelettique. Des multiplications cellulaires peuvent d'ailleurs se produire dans les tissus pédiculaires et servent sans doute au remplacement des cellules qui subissent une dégénérescence.

2. - Croissance de la région basale du pédicule.

Pas plus que le manchon qui entoure le pédicule *sensu stricto*, le revêtement tégumentaire de la région basale du pédicule ne subit de mue. Il s'accroît cependant par formation de nouveaux anneaux cuticulaires, l'anneau le plus récemment sécrété se trouvant toujours en position tout à fait proximale et étant immédiatement voisin du corps du Chthamale. Mais la sécrétion d'un nouvel anneau qui compte, comme nous l'avons vu, deux couches épicuticulaire et cuticulaire, est en fait une réaction de l'épithélium de l'hôte autour du point d'émergence du pédicule ; elle résulte de la reconduction, à chacune des périodes préexuviales du Chthamale, des phénomènes antérieurement décrits qui assurent la croissance de l'opercule alors que le parasite est encore totalement infère. Au cours de cette croissance, une partie de la masse infère se trouve donc progressivement entraînée dans le pédicule, qui a naturellement tendance à s'évaser de plus en plus dans sa partie proximale.

On voit ainsi que la croissance apparente, tout à fait basilaire, du pédicule est strictement liée à la faculté de muer que conserve le Chthamale parasite ; par voie de conséquence, on comprend que la région basale du pédicule de *Chthamalophilus* n'ait aucun homologue chez les Rhizocéphales qui, comme la Sacculine, inhibent la mue de leur hôte : la partie la plus distale du pédicule de *Chthamalophilus*, dont le manchon protecteur est réellement sécrété par le parasite, et non par l'hôte, peut seule être assimilée au pédoncule des Sacculines.

Les caractères originaux du pédicule de *Chthamalophilus*, qui s'accroît en direction opposée à ses deux extrémités, dépendent exclusivement de la biologie du parasite, qui, d'une part, mue régulièrement au niveau de son sac extérieur et qui, d'autre part, n'inhibe, en aucune manière, la mue du Chthamale hôte.

L'étude de la croissance pédiculaire accentue donc encore l'opposition, qu'imposait déjà l'observation statique du manchon squelettique, entre :

a) une région pédiculaire, appartenant en propre au parasite et supportant le sac extérieur.

b) une région basale, mimant la précédente, en continuité avec elle, mais dont l'origine doit être cherchée dans une interaction du Chthamale et du *Chthamalophilus*.

C. - CROISSANCE DE LA RÉGION INFÈRE.

La région infère du *Chthamalophilus* est entièrement revêtue d'une mince couche cuticulaire, bien colorable en bleu par le Mallory et au-dessus de laquelle aucune épicuticule n'a pu être décelée. Malgré la présence de ce revêtement cuticulaire et l'ancrage dans le Chthamale qui interdit toute possibilité de mue, la masse infère de *Chthamalophilus* est le siège d'une croissance très importante qui se poursuit tout au moins jusqu'à la réalisation de l'état adulte.

Cette croissance intéresse la totalité de la masse infère. Comme nous l'avons vu, l'orientation des fuseaux mitotiques des cellules périphériques aplaties, dont les divisions sont simultanées, permet de supposer qu'elles contribuent à l'augmentation de surface de la masse infère ; le volume de plus en plus grand qu'elles délimitent est toujours rempli par les cellules internes adipeuses qui se multiplient pour leur propre compte, leur rythme de division coïncidant avec celui des cellules basales.

Cette croissance de la masse infère n'est accompagnée d'aucun épaissement de la cuticule qui reste toujours unique et subit toutefois, de manière continue, un accroissement de surface corrélatif.

Ce dernier phénomène suggère un rapprochement avec l'hypothèse d'une croissance continue et sans mue de certains Crustacés parasites, émise par Bocquet, Guillet et Stock (1958) pour expliquer le développement des « expansions aliformes » du Copépode *Nicothoe astaci*.

Il faut cependant noter, dans le cas de *Chthamalophilus*, que des vagues mitotiques continuent à rythmer la croissance et à lui conférer, en dépit des apparences, un caractère arthropodien.

CHAPITRE IX

Remarques biologiques sur *Chthamalophilus delagei*

Dans les chapitres qui précèdent, je me suis presque exclusivement attachée à l'étude des problèmes zoologiques et biologiques qui concernent le *Chthamalophilus delagei* lui-même, un peu comme s'il était possible de l'imaginer dégagé de ses liens de dépendance vis-à-vis de son hôte.

Il convient maintenant, afin de compléter les données acquises, d'envisager les rapports du parasite et de son hôte et de préciser quels facteurs permettent à l'espèce *Chthamalophilus delagei* de se maintenir dans les conditions naturelles.

Cette étude nous permettra surtout d'établir deux faits biologiques qui contribuent à singulariser le *Chthamalophilus* entre tous les Rhizocéphales : d'une part, la fréquence du parasitisme multiple est exceptionnellement élevée ; d'autre part, l'infestation de nouveaux hôtes, condition de la pérennité et de l'expansion de l'espèce, se fait pratiquement d'une manière passive.

A. - RAPPORTS DU PARASITE ET DE L'HÔTE.

I. - Localisation du parasite sur l'hôte.

Les *Chthamalophilus* adultes ne se rencontrent pratiquement que dans une région bien localisée du corps du Chthamale. La plupart sont ancrés latéralement, au-dessus de la première ou de la deuxième paire de cirres, indifféremment à droite ou à gauche. Cependant, j'ai rencontré assez fréquemment des parasites parfaitement développés, insérés au niveau de la troisième ou de la quatrième paire de cirres, du côté dorsal de l'hôte. Ce n'est que très exceptionnellement que la fixation a lieu dans le plan de symétrie de ce dernier, un peu à l'avant de l'anüs.

Aucun adulte n'a été rencontré sur le reste du corps, ni sur les cirres eux-mêmes, ni sur le cône buccal, ni sur le pénis. Toutefois,

j'ai récolté cinq exemplaires adultes qui étaient fixés sur le manteau du Chthamale, en des points assez proches du cône buccal ; partout ailleurs, la paroi du manteau ne s'est jamais montrée parasitée.

Il est assez singulier, *a priori*, de constater que la fixation n'a le privilège du succès, dans la très grande majorité des cas, que lorsqu'elle a lieu immédiatement au-dessus des cirres : c'est en effet dans cette région que le tégument du Chthamale présente sa plus grande épaisseur ; mais on conçoit que l'obstacle tégumentaire une fois surmonté, la consolidation même de l'ancrage du parasite infère se trouve favorisée par cette structure tégumentaire locale.

Cette localisation assez stricte des *Chthamalophilus* n'exprime cependant, en aucune manière, un choix électif que réaliseraient les cypris : elle résulte simplement d'une élimination sévère des jeunes parasites qui survient assez vite au cours de leur développement.

En effet, on a parfois la chance de recueillir des Chthamales possédant déjà un parasite adulte, occupant une position normale, mais ayant subi secondairement une infestation massive par des larves, émanant probablement du premier parasite. J'ai récolté une dizaine d'individus victimes d'un parasitisme de ce genre ; les jeunes parasites, encore tous à l'état infère, avaient commencé leur développement sur le cône buccal, entre les cirres, et jusque sur le pénis (fig. 25) ; les rames des cirres étaient cependant demeurées indemnes.

Cette répartition fortuite des infestations primaires montre qu'il n'existe pas pour les larves de territoire de fixation préférentiel et que seules les possibilités offertes à leur développement ultérieur jouent un rôle discriminant pour délimiter l'aire parasitée par les *Chthamalophilus* adultes.

Quant à la non-infestation des rames des cirres, elle peut être attribuée au fait que ces rames, projetées rythmiquement hors de la chambre incubatrice du Chthamale, se trouvent fréquemment exposées aux courants qui les débarrassent des larves qui pourraient tenter de s'y fixer ou créent, au moins, une agitation peu propice à leur installation : il semble d'autre part que la disposition des pièces buccales permette aux Chthamales d'assurer partiellement le nettoyage des cirres.

A l'occasion de l'étude des effets du parasite sur l'hôte, nous verrons que l'anatomie de celui-ci fournit une explication plausible de la localisation la plus fréquente du *Chthamalophilus* adulte.

2. - Effets du parasite sur l'hôte.

Les modifications morphologiques et physiologiques subies par les hôtes des Sacculinidae et des Peltogasteridae sont bien connues. Veillet en a donné (1945) un excellent exposé et a rappelé l'importante bibliographie relative à ce sujet.

Les Rhizocéphales antérieurement connus étant tous parasites de Crustacés gonochoriques et exerçant généralement une action féminisante sur les caractères sexuels secondaires de leurs hôtes, il était intéressant de savoir quelle influence le *Chthamalophilus* pouvait avoir sur un hôte présentant un hermaphrodisme simultané.

Cependant, le *Chthamalophilus* étant strictement externe, il fallait s'attendre à ce qu'il n'exerce sur l'hôte qu'une action relativement minime.

Effectivement, les modifications observées, quelle que puisse être l'extension de la masse infère du parasite ou la multiplicité des parasites simultanément présents, sont toutes imputables aux seules pressions mécaniques exercées sur les tissus de l'hôte. Cette constatation est insuffisante pour affirmer que les échanges entre le *Chthamalophilus* et le Chthamale sont unilatéraux et se limitent à un drainage par le parasite, au travers d'une couche cuticulaire qui permet sûrement leur passage, de substances nutritives prélevées à l'hôte.

a) *Modifications morphologiques de l'hôte.*

Une partie des modifications subies par le Chthamale parasité sont strictement morphologiques et correspondent en fait à de simples déformations.

Elles sont d'ailleurs peu importantes eu égard aux dimensions qu'atteint la partie infère du parasite, et la morphologie de l'hôte est relativement bien respectée.

Lorsque le parasite est jeune, avant l'extrusion du nucléus, sa présence ne se manifeste que par une légère boursofflure translucide très localisée.

Lorsque le parasite est adulte, l'extension de sa masse infère entraîne une dissymétrie du corps de l'hôte, le côté où est logé le parasite paraissant gonflé.

On peut trouver deux raisons à ce respect de la morphologie du Chthamale.

En premier lieu, la partie infère du parasite ne possède pas de forme propre et montre une grande plasticité ; elle se développe en refoulant devant elle l'épithélium du Chthamale dans les directions où elle rencontre le moins de résistance tissulaire.

La seconde raison est complémentaire de la première ; elle fait appel à la connaissance de l'hôte indemne et fournit une explication simple du succès assez général du développement des parasites qui se sont fixés à la base de la première ou de la seconde paire de cirres.

À ce niveau, le Chthamale possède deux importantes cavités symétriques, situées très latéralement, que les auteurs ont interprétées comme une partie de l'appareil excréteur ; elles ont été nommées « labyrinthes » par Bruntz (1904) et « Harnkanal » par Nilsson-Cantell (1921).

Le parasite rencontre là, incontestablement, une zone de moindre résistance qui rend son établissement définitif particulièrement facile. Réciproquement, l'altération de la morphologie du Chthamale parasité se trouve ainsi réduite au minimum.

b) *Effets sur la physiologie de l'hôte.*

— *La mue du Chthamale n'est pas inhibée par la présence d'un Chthamalophilus.*

L'un des effets les plus remarquables de certains Rhizocéphales, comme la Sacculine, est d'inhiber, dès que le parasite est devenu

externe, la mue de l'hôte. Il ne s'agit cependant pas là d'une action générale, et Pérez a montré que des *Peltogaster* ou des *Chlorogaster*, même arrivés à l'état adulte, n'empêchaient nullement la mue des Pagures qui les portent. Il est donc compréhensible que les *Chthamalophilus* qui, en raison de leur ectoparasitisme, entraînent naturellement des perturbations physiologiques moins profondes que les Rhizocéphales internes, n'entravent pas la succession régulière des mues de leur hôte.

Bien que l'ancrage d'un *Chthamalophilus* s'opère très généralement sur la région du corps du Chthamale où le tégument présente son maximum d'épaisseur et de rigidité, l'exuviation d'un Chthamale parasité semble s'opérer sans difficultés particulières. Le maintien en élevage des animaux parasités s'avérant toujours voué à l'échec, il ne m'a pas été possible de recueillir leurs exuvies ; cependant, on peut inférer de la description qui a été donnée de la structure tégumentaire du pédicule basilaire que l'exuvie du Chthamale se déchire autour de l'anneau épicuticulaire réactionnel le dernier formé ; ce serait au travers de cette déchirure que passerait le sac extérieur du parasite.

Il ne semble exister aucun synchronisme entre les mues de l'hôte et de son parasite.

— *Modifications de l'épithélium de l'hôte au contact du parasite.*

Sur toute la surface où il entoure la masse infère d'un *Chthamalophilus*, l'épithélium du Chthamale a perdu son pouvoir chitinogène.

Ses cellules acquièrent un aspect différent de celui des cellules épithéliales banales.

Leur cytoplasme est beaucoup plus colorable et présente une éosinophilie plus marquée. Des différenciations très comparables à des tonofibrilles, perpendiculaires à la surface épithéliale et enserrant les noyaux, y apparaissent ; il s'agit évidemment là d'une réaction des cellules aux pressions qu'elles subissent. Pour les mêmes raisons, ces cellules sont considérablement aplaties, ainsi que leurs noyaux qui, sur coupes, montrent des aspects extrêmement étirés, à tel point que leur nucléole, toujours présent, forme une sorte de boursoufflure nettement saillante. Je n'ai jamais observé de mitoses dans cette région épithéliale ; certaines images donnent à penser que des amitoses pourraient assurer, à ce niveau, les multiplications cellulaires nécessaires à l'agrandissement de la crypte où se trouve logé le parasite, lui-même en croissance.

— *Paralysie des cirres.*

En raison également des pressions mécaniques exercées par la masse infère du parasite, les deux premiers cirres, du côté du Chthamale où le parasite est ancré, subissent une paralysie totale ou partielle ; ces appendices devenus non fonctionnels apparaissent plus écartés l'un de l'autre que leurs symétriques.

— *Action sur l'appareil excréteur.*

Le refoulement de l'épithélium de l'hôte entraîne une réduction du volume du labyrinthe, pouvant aller jusqu'à son oblitération totale

du côté où le parasite est installé. Le Chthamale paraît cependant s'accommoder du défaut de fonctionnement unilatéral de ses organes excréteurs.

— *Action sur les organes génitaux de l'hôte.*

Le volume du parasite, par rapport à celui de son hôte, devient souvent très considérable, et la masse infère atteint parfois des dimensions surprenantes (Pl. I, 2). Il est donc inévitable que la présence d'un parasite adulte, prélevant dans le Chthamale les substances nécessaires à son propre métabolisme et à la préparation de ses pontes successives, entraîne un état de déficience, voire d'épuisement de l'hôte, comparable à celui qu'on observe lorsqu'on maintient quelque temps en élevage, sans les nourrir, des hôtes indemnes. Cet affaiblissement des Chthamales retentit essentiellement sur leurs capacités reproductrices, sans jamais aboutir cependant à une véritable castration parasitaire.

L'appareil génital mâle présente une réduction souvent très importante, du côté où le parasite s'est développé ; la spermatogenèse s'effectue cependant normalement dans les quelques ampoules séminales qui subsistent.

Pour des raisons qu'il n'a pas été possible d'élucider, on ne rencontre jamais de *Chthamalophilus* en voie de développement sur la partie basale du manteau où est localisé l'ovaire des Cirripèdes Operculés. Il en résulte que la gonade femelle n'est pas directement affectée par le parasite, la vitellogenèse s'y déroulant normalement. Cependant, le nombre d'œufs pondus varie en fonction de l'état d'inanition du Chthamale ; une fois, je n'ai dénombré que seize œufs dans une lamelle ovigère, alors qu'on en compte normalement plus de deux cents ; mais il semble qu'il ne s'agisse là que d'un cas exceptionnel, et il est parfois difficile d'affirmer qu'il y a eu réduction effective de la fécondité.

3. - Expulsion des parasites morts.

Le vieillissement d'un *Chthamalophilus* se traduit extérieurement par la longueur inhabituelle du pédicule, qui, en outre, acquiert une couleur variant de l'orangé à un rouge groseille très vif. Ces signes de sénescence annoncent la chute prochaine du sac extérieur. Après cette chute, le pédicule s'obture par un bouchon chitineux de forme variable. Peu après débute une histolyse des cellules internes de la masse infère, qui se décolle progressivement de l'épithélium de l'hôte (Pl. XII, 5) et sera rejetée d'un bloc lors d'une mue ultérieure du Chthamale.

Au niveau de la crypte désormais vidée, l'épithélium de ce dernier recouvre son aspect normal et sa fonction chitinogène, si bien qu'il ne restera aucune cicatrice témoignant de l'infestation parasitaire dont il a été l'objet. Ce même processus explique qu'on ne retrouve aucune trace des très nombreux parasites qui se sont fixés sur le Chthamale, mais n'ont pu dépasser l'état infère, en raison d'une localisation défavorable.

4. - Spécificité parasitaire du *Chthamalophilus*.

Il ressort de l'ensemble des informations acquises sur les rapports de l'hôte et du parasite que le *Chthamalophilus* réalise un parasitisme très perfectionné, puisque, tout en exploitant le Chthamale afin de s'y développer et de s'y reproduire, il n'entraîne pour ce dernier que des déficiences surmontables et réduit, tout au plus, sans jamais les supprimer, ses capacités reproductrices.

Il paraissait cependant possible *a priori* que le *Chthamalophilus* rencontre, chez d'autres Cirripèdes Operculés de nos côtes, des conditions favorables suffisamment proches de celles que lui offre le Chthamale pour qu'il puisse s'y adapter facilement.

Il n'en est rien, tout au moins dans nos régions, où *Chthamalophilus delagei* est rigoureusement inféodé à *Chthamalus stellatus* (Poli).

Je l'ai en effet recherché en pure perte sur de très nombreux individus de *Balanus crenatus* et de *Balanus perforatus* ainsi que sur les populations très importantes d'*Elminius modestus* qui se sont développées depuis une dizaine d'années dans la région de Roscoff et qui ont fourni, dès leur installation, au Cryptoniscien *Hemioniscus balani*, qui parasite classiquement *Balanus balanoides* et assez rarement *Chthamalus stellatus*, un hôte supplémentaire de choix. Mais l'absence de tout *Chthamalophilus*, à quelque stade que ce soit, sur les *Balanus balanoides* qui forment, à certains niveaux, des populations mixtes avec les Chthamales, fournit une démonstration beaucoup plus frappante encore de la spécificité parasitaire absolue de cette espèce.

B. - RÉPARTITION DU CHTHAMALOPHILUS.

INFESTATION MULTIPLE.

I. - Répartition géographique.

Jusqu'à présent, *Chthamalophilus delagei* n'est connu que du district de Roscoff où je l'ai découvert à l'occasion d'une étude d'échantillons de la population de Chthamales qui couvre les rochers de la face Nord de l'Ile Verte.

En cette station type, où le faciès est assez battu, mais qui est protégée des vagues du large par l'Ile de Batz, le taux de parasitisme est assez faible, le pourcentage des Chthamales portant un *Chthamalophilus* adulte étant de l'ordre de 0,3 %.

Une fréquence de parasitisme très voisine de la précédente se retrouve à Per Haridy, pointe située à l'Ouest de la station précédente, et où règnent des conditions écologiques très voisines ; il faut cependant noter que l'eau y est beaucoup plus riche en matières organiques que celle qui baigne l'Ile Verte, en raison de la proximité d'un débouché d'égout.

Mais la presque totalité du matériel utilisé pour cette étude provient d'un troisième gisement, nettement plus favorable que les précédents puisque le taux du parasitisme s'y élève à 1 % ; il est situé un peu à l'Est de la pointe de Blosson, au niveau d'un petit golfe, encombré d'un chaos de gros blocs granitiques, où se déversent les égouts de Roscoff ; dans cette anse assez fermée, protégée du côté du large par un rempart rocheux assez élevé, s'est développée une population extrêmement dense de Chthamales.

Dans ces trois stations, situées à proximité immédiate du laboratoire de Roscoff, les Chthamales affectent généralement une forme conique et ne prennent que rarement l'allure tubulaire des individus vivant dans des faciès très battus. Il est d'ailleurs exceptionnel que les Chthamales à muraille tubulaire soient parasités.

Il semble que les fréquences parasitaires locales se maintiennent à un niveau très constant.

J'ai recherché, sans succès, *Chthamalophilus* dans les populations de Chthamales des Iles de la Baie de Morlaix, comme Callot ou le Beclem ; je l'ai au contraire retrouvé sur les Rochers Rouges de Saint-Efflam, bloc rocheux isolé au milieu de la plage de sable.

Toutes les prospections que j'ai pu faire en dehors des côtes de Bretagne ont été vaines ; tous les Chthamales que j'ai pu examiner entre Biarritz et Hendaye, ceux que Delamarre-Deboutteville a eu l'obligeance de me faire parvenir de Banyuls, ceux, malheureusement trop peu nombreux, que j'ai reçus d'Angleterre grâce à l'amabilité du Dr. Barnes, étaient indemnes.

2. - Facteurs intervenant dans la répartition du parasite.

Certains aspects de la biologie du *Chthamalophilus* expliquent le maintien à une fréquence élevée de ce parasite dans les populations où il est installé.

Si, dans la région de Roscoff, la période de reproduction des Chthamales est limitée aux mois d'été, les pontes du *Chthamalophilus* se succèdent au contraire toute l'année. Il en résulte une production annuelle importante de cypris qui, malgré la mortalité larvaire et les fixations défavorables, suffit à assurer la pérennité du parasite. L'âge des Chthamales semble d'ailleurs intervenir dans les chances de succès du parasite. Sur les prélèvements effectués en hiver, il est facile de repérer, d'après leur taille, les Chthamales qui se sont fixés au cours de l'été précédent, et de reconnaître ceux qui sont âgés de plus d'un an : les premiers ne sont que très exceptionnellement parasités. Mais il est bien évident que dans toute population de l'hôte figure à tout moment, un nombre élevé d'individus permettant une fixation fructueuse du *Chthamalophilus*.

L'infestation d'un nouvel hôte revêt, elle-même, un caractère fort singulier. J'ai montré que les cypris, lors de leur sortie de la cavité incubatrice, étaient enveloppées d'une sorte de flotteur externe, favorisant leur dissémination et suppléant à l'incapacité où elles se trouvent de nager ; elles sont donc, pour un temps très limité, portées

passivement par les eaux, jusqu'à ce qu'elles meurent ou que certaines d'entre elles soient entraînées par les mouvements des cirres d'un Chthamale à l'intérieur de sa chambre incubatrice ; c'est, en somme, le Chthamale qui joue un rôle actif dans sa propre infestation.

La répartition des parasites entre les Chthamales qui peuplent un même bloc rocheux fournit d'ailleurs la preuve que les larves de *Chthamalophilus* sont infestantes dès leur émission et que leur vie « libre » est sûrement brève : si certains individus parasités sont isolés dans la population à laquelle ils appartiennent, il est anormalement fréquent d'observer le parasitisme simultané de deux ou même de trois individus contigus, ce qui ne saurait se produire si les cypris d'une même portée avaient le temps d'être disséminées par les mouvements de brassage de l'eau.

D'autre part, en fonction de la nécessité où se trouvent les cypris émises de rencontrer rapidement un hôte favorable, la densité des populations de Chthamales apparaît comme un facteur déterminant de la pérennité du parasite.

Il résulte de la brièveté de la vie larvaire « libre » que l'expansion du parasitisme ne puisse se faire que de proche en proche, entre populations du moins temporairement contiguës ou très voisines, selon un mode qui diffère fondamentalement de celui des Rhizocéphales classiques, dont les larves planctoniques, nageuses, recherchent activement, lorsqu'elles sont parvenues à l'état de cypris, un hôte lui-même mobile. Les conditions d'infestation permettent enfin de comprendre que les populations de Chthamales isolées ou trop clairsemées restent indemnes et que les *Chthamalophilus* n'aient aucune chance de s'installer dans les faciès très battus.

3. - Parasitisme multiple et réinfestation.

Les modalités singulières de l'infestation des Chthamales par *Chthamalophilus* sont enfin la cause essentielle d'une des particularités biologiques les plus remarquables de ce Rhizocéphale : les cas de parasitisme d'un Chthamale par plusieurs *Chthamalophilus* sont incomparablement plus fréquents que ceux qui ont été signalés à propos de Rhizocéphales classiques, étant bien entendu que seule la présence simultanée de parasites indépendants nous intéresse ici et que nous faisons évidemment totalement abstraction des exemples de bourgeonnement multiple à partir d'un système racinaire unique, correspondant manifestement à une seule infestation cypridienne.

Afin de préciser mes premières observations, j'ai été amenée à faire un décompte des cas de parasitisme multiple, sur un échantillon aussi représentatif que possible de la population parasitaire, constitué par les 115 hôtes, infestés à des degrés divers, que j'ai pu recueillir le même mois, au cours de récoltes systématiques effectuées dans une zone aussi limitée que possible de la station de Blocon. Le tableau ci-joint rend compte des résultats obtenus, après classement des Chthamales parasités en 7 catégories qui couvrent la totalité des différentes situations observées. Les Chthamales ne portant qu'un seul parasite ont été subdivisés en 3 groupes suivant que leur *Chthamalo-*

philus était adulte, ou juvénile (le sac extérieur étant présent, mais le canal mésentérique n'étant pas encore percé) ou encore totalement infère ; les *Chthamales* multiparasités ont été répartis en quatre catégories caractérisées soit par la présence simultanée de deux parasites adultes, soit par la coexistence d'un adulte et de parasites juvéniles, soit par celle d'un adulte et de parasites encore infères, soit enfin par la présence simultanée de deux ou de plusieurs parasites juvéniles ou infères.

NOMBRE DE CHTHAMALES PORTANT

UN SEUL PARASITE			DEUX OU PLUSIEURS PARASITES			
adulte	juvénile extérieur	infère	adulte + adulte	adulte + juvénile (s) extérieur (s)	adulte + infère (s)	juvéniles extérieurs ou infères
46	24	14	2	4	10	15

Répartition, à l'intérieur d'un échantillon représentatif de 115 *Chthamales* parasités, des individus portant soit un *Chthamalophilus* solitaire, soit deux ou plusieurs parasites.

Une analyse fort élémentaire du tableau de répartition conduit aux remarques suivantes :

Effectif de la population étudiée. Le taux de parasitisme par les *Chthamalophilus* adultes étant de l'ordre de 1 %, et 62 *Chthamales*, pour l'échantillon considéré, étant porteurs de parasites adultes, l'effectif total de l'échantillon étudié de la population hôte se montait à 6.000 *Chthamales* environ.

Taux du parasitisme par des individus juvéniles et infères. Le taux du parasitisme de ces 6.000 *Chthamales* par des *Chthamalophilus* juvéniles et infères, calculé d'après les chiffres expérimentaux sur la totalité des *Chthamales* porteurs de ces jeunes parasites est également de l'ordre de 1 %, cette valeur étant toutefois entachée d'une inévitable erreur par défaut, en raison des difficultés que soulève le repérage des petits parasites infères.

Parasitisme multiple par des adultes. Si les cas de parasitisme double résultaient du seul hasard, leur fréquence devrait être de l'ordre de 1.10^{-4} .

La fréquence expérimentale correspondante peut être calculée à partir du chiffre de la colonne 4 ; il serait illogique de faire intervenir ici les chiffres des colonnes 5 et 6, qui correspondent à des *Chthamales* porteurs de parasites d'âge bien différent : l'adulte aurait pu disparaître avant qu'un des parasites juvéniles ou infères parvienne à son tour à l'état adulte. Cette valeur expérimentale de $\frac{2}{6.000}$ est légèrement supérieure aux taux théorique de double parasitisme, sans que l'écart soit toutefois vraiment significatif.

Cependant, la comparaison des chiffres des colonnes 4 et 7 permet d'affirmer l'insuccès de nombreuses tentatives de parasitisme multiple et prouve que seule une étude analogue relative aux parasites juvéniles ou infères peut apporter des résultats moins aléatoires.

Parasitisme multiple par des Chthamalophilus jeunes ou infères. En supposant que l'on ait affaire exclusivement à des cas de double parasitisme, leur fréquence théorique, s'ils dépendaient du seul jeu du hasard, devrait être de l'ordre de 1.10^{-4} , en fonction du taux de parasitisme calculé précédemment. Celui-ci étant certainement inférieur au taux réel, qui ne dépasse cependant sûrement pas le double du taux expérimental, on peut estimer que le double parasitisme ne devrait se réaliser que dans 1 à 4 cas sur 10.000.

Quant aux probabilités d'un parasitisme triple, quadruple, elles devraient être extrêmement faibles, pour devenir rapidement complètement négligeables à mesure que le parasitisme devient plus complexe.

Or, j'ai dénombré, sur les 115 Chthamales parasités, 15 hôtes porteurs de plusieurs *Chthamalophilus* juvéniles ou infères ; en négligeant même les cas de parasitisme d'ordre supérieur à deux, on voit que la fréquence de $\frac{1}{400}$ est plus de 6 fois supérieure à l'évaluation par excès du taux théorique et 25 fois supérieure à l'évaluation faite d'après les chiffres expérimentaux.

Bien que ces calculs n'aient qu'une valeur indicative, les écarts qu'ils révèlent entre les chiffres théoriques et les résultats expérimentaux sont trop importants pour que la réalisation de parasitismes doubles ou multiples puisse être considérée comme entièrement fortuite.

Les déviations observées sont imputables d'une part à la passivité des cypris de *Chthamalophilus* et au temps extrêmement limité qui leur est imparti pour se fixer sur un hôte favorable, d'autre part au caractère sessile des Chthamales et à la contiguité des individus formant leurs populations naturelles.

Lors de l'émission d'une portée de cypris, les Chthamales immédiatement voisins du point d'éclosion sont évidemment plus exposés à une infestation ou à une réinfestation massive que ceux qui en sont plus éloignés, la fixation des larves intervenant chez les premiers avant que la ponte ait été largement dispersée dans le milieu extérieur.

Il est même certain qu'une auto-infestation, également multiple, se produit dans certains cas, les cypris, ou du moins un certain nombre d'entre elles, se fixant dans la chambre incubatrice du Chthamale même sur lequel s'est développé le Rhizocéphale parent.

Ces interprétations permettent seules de comprendre la fréquence élevée des cas de parasitisme multiple, et notamment le fait que j'aie rencontré, sur la totalité des Chthamales parasités recueillis, un exemplaire portant 5 *Chthamalophilus* adultes et plusieurs individus pourvus de 4 ou de 3 parasites adultes.

Elles rendent également compte d'observations plus surprenantes, relatives à la réinfestation d'hôtes déjà porteurs d'un parasite adulte. Dans le lot des 115 Chthamales parasités, étudié ci-dessus, les 10 individus de la colonne 6 se répartissaient en 5 cas de parasitisme double (1 double + 1 infère) et en 5 cas de parasitisme plus poussé ; l'un de ces derniers était extrêmement remarquable par la coexistence, avec un *Chthamalophilus* adulte, de 19 parasites infères, qui étaient tous au même stade de développement, la réinfestation ayant été

simultanée. Il s'agit évidemment là d'un exemple extrême, mais j'ai fréquemment rencontré, sur un même hôte porteur d'un parasite adulte, des groupes de 3, 4 ou 5 parasites.

Il est certain que la grande majorité de ces tentatives d'infestations ou de réinfestations multiples avortera à plus ou moins brève échéance, soit en raison de l'affaiblissement qu'entraîne, pour un Chthamale, une attaque parasitaire massive, soit, plus fréquemment encore, en raison des arrêts de développement qu'entraînent les localisations défavorables de la plupart des cypris. Il faut d'ailleurs remarquer que la fréquence des infestations multiples, en garantissant l'espèce contre le manque de discernement de ses larves, apparaît comme un gage de son maintien.

Quant aux réinfestations nombreuses qu'on peut observer, elles témoignent de l'absence complète d'immunisation des Chthamales après le développement d'un premier parasite, ce qui ne saurait surprendre en raison de l'ectoparasitisme du *Chthamalophilus*.

Conclusion

Au terme de cette étude monographique de *Chthamalophilus delagei*, il est indispensable de préciser la position systématique de ce parasite à l'intérieur du sous-ordre des Rhizocephala F. Müller.

L'appartenance du genre *Chthamalophilus* aux Rhizocéphales, admise depuis le début de ce mémoire, ne saurait être contestée. Il n'est cependant pas inutile de rappeler brièvement les plus importants des caractères que *Chthamalophilus* possède en commun avec les Rhizocéphales classiques, ce terme étant pris dans l'acception assez étroite adoptée par Krüger, et correspondant, rappelons-le, à l'ensemble des genres dont le cycle de développement est calqué sur celui de la Sacculine.

Le développement embryologique de *Chthamalophilus* rappelle nettement, du moins à ses débuts, celui des Peltogasteridae. Il conduit directement à une larve cypris ; cette condensation du développement est loin d'être un cas exceptionnel : elle constitue une tendance qui se retrouve dans trois des cinq familles de Rhizocéphales classiques.

L'existence d'un premier stade parasitaire, se réalisant sous la forme d'une « tumeur » au sein de laquelle apparaît et se différencie un nucléus homologue de celui des Peltogasteridae, constitue l'une des preuves les plus manifestes des liens qui unissent *Chthamalophilus* aux autres Rhizocéphales ; ce stade ontogénique si singulier, interposé dans le développement des Rhizocéphales, témoigne en effet d'une spécialisation tellement originale qu'il est totalement improbable qu'elle ait pu se réaliser identiquement, à plusieurs reprises et à partir de rameaux différents, au cours de l'évolution qui a conduit certains groupes de Cirripèdes libres à adopter une biologie parasitaire.

L'extrusion du nucléus conduit enfin à la réalisation d'un adulte ne montrant aucune trace de segmentation ni d'appendices, dépourvu de tube digestif et comportant, comme tous les Rhizocéphales typiques, trois régions : un sac extérieur contenant essentiellement les organes reproducteurs et assurant la libération dans le milieu extérieur des larves après une période d'incubation, une région ancrée dans l'hôte et à laquelle est dévolue une fonction trophique, enfin un pédicule reliant les deux régions précédentes, revêtu d'un manchon chitineux et paraissant fixer le parasite sur l'hôte.

La comparaison de *Chthamalophilus* avec les Rhizocéphales classiques peut être poussée beaucoup plus loin et jusque dans les structures histologiques. Comme nous l'avons vu, la masse infère du parasite des Chthamales est en tout point homologable aux racines des

Sacculinidae. La structure anatomique du sac extérieur est elle-même identique, si l'on excepte le testicule, à celle des Rhizocéphales : l'ovaire est rattaché à la paroi par un mésentère dans lequel est creusé le canal par lequel s'effectue l'expulsion des larves qui se sont développées dans une cavité incubatrice circonscrite par la paroi du sac.

Si, par cet ensemble de caractères fondamentaux, *Chthamalophilus* apparaît ainsi comme un Rhizocéphale indiscutable, ce genre est cependant loin de répondre à la définition trop étroite donnée de ce sous-ordre par les auteurs qui, comme Krüger (1940), se sont contentés de placer en *incertae sedis* certains genres qu'ils tenaient pour aberrants.

Les divergences essentielles qui opposent *Chthamalophilus* aux Rhizocéphales classiques résident dans l'ectoparasitisme, corrélatif d'un développement *in situ* du *Chthamalophilus*, dont la partie infère, qui refoule simplement l'épithélium de l'hôte, reste massive et dépourvue de prolongements radiculaires, et dans l'absence de stade kentrogone.

Il faut cependant remarquer que s'il était légitime, en fonction des connaissances certaines acquises jusqu'ici, d'inclure, dans une définition générale du sous-ordre, le caractère interne et radiculé de la région végétative des Rhizocéphales, ce caractère ne saurait être considéré comme une condition *sine qua non* d'appartenance à ce groupe, ni être élevé, parmi les critères systématiques, au même rang hiérarchique que les données ontogéniques rappelées ci-dessus.

S'il est certain que la souche ancestrale des Rhizocéphales présentait déjà les particularités de développement qu'on retrouve dans tous leurs représentants actuels, s'il est même probable que la spécialisation dont témoigne cette ontogenèse singulière ait limité les potentialités évolutives du groupe, il n'en reste pas moins, *a priori*, qu'un certain nombre de variations touchant les adaptations parasitaires demeuraient possibles.

Cette hypothèse est parfaitement étayée par la découverte de *Chthamalophilus*. Le fait que *Chthamalophilus* ne soit parasite, ni de Crustacés Décapodes comme tous les Rhizocéphales classiques, ni d'Isopodes comme *Duplorbis* (classé en *incertae sedis*), mais d'un Cirripède Operculé, apporte d'ailleurs un argument de poids en faveur de cette manière de voir, les adaptations de parasites à des groupes de Crustacés aussi éloignés devant être manifestement fort différentes.

L'une de ces voies évolutives a abouti, sans doute en raison d'une inféodation des parasites intéressés aux Crustacés Décapodes, à une solution complexe, comportant une phase endoparasitaire, dont la Sacculine fournit un exemple admirablement étudié.

Une autre grande modalité de l'évolution a conduit à la réalisation d'un cycle beaucoup plus simple que le précédent, le parasite demeurant toujours totalement externe, biologiquement parlant, par rapport à son hôte. *Chthamalophilus* en fournit le premier exemple incontestable. Le fait que cette seconde voie semble se révéler beaucoup plus pauvre en réussites que la première n'enlève rien à son intérêt théorique.

Mais, de toute manière, l'endoparasitisme ou l'ectoparasitisme des Rhizocéphales apparaît comme un caractère d'importance secondaire

par rapport à l'uniformité d'un développement ontogénique extrêmement singulier.

Il résulte de la discussion précédente qu'un diphyllétisme a dû apparaître précocement à l'intérieur des Rhizocéphales. Il est d'ailleurs très probable que *Chthamalophilus*, en raison de son parasitisme constamment externe, est nettement moins éloigné de la lignée parasitaire ancestrale que les Rhizocéphales dont l'ontogenèse comporte une phase interne.

Le diphyllétisme des Rhizocéphales explique sans doute l'évolution assez différente des gonades mâles chez *Chthamalophilus* et chez les Rhizocéphales classiques. Malgré la dégradation parasitaire spécialement poussée de *Chthamalophilus*, la structure testiculaire de *C. delagei* et l'économie de moyens dont elle témoigne sont telles que la rencontre d'un organe mâle évoluant de la même manière, dans un autre genre, rendrait pour le moins très probable son étroite parenté avec le parasite des Chthamales.

Pour les mêmes raisons, on peut s'expliquer facilement les divergences de détails que l'on relève dans la structure du sac extérieur entre *Chthamalophilus* et les Rhizocéphales typiques. Ici encore, l'absence d'oviducte et de glandes collatérales sont les marques d'une extrême simplification de *Chthamalophilus*.

La signification précise de la cavité incubatrice de ce genre doit elle-même être discutée ; son développement tardif, l'absence de revêtement cuticulaire la rendent difficilement homologable à celle des Rhizocéphales classiques. Le mode de renouvellement de la paroi ovarienne est encore plus curieux et on peut se demander si l'ensemble de l'assise qui tapisse la cavité incubatrice mérite réellement d'être qualifiée d'épithéliale ; il semble qu'elle dérive indirectement de l'épithélium vrai, limité au canal mésentérique et que cette origine secondaire explique la perte du pouvoir chitinogène. Cette interprétation conduit à considérer la cavité incubatrice de *Chthamalophilus* comme interne, ce que justifie, d'autre part, la position du testicule. Il est donc évident que la paroi de cette cavité ne saurait être appelée manteau et mise en homologie avec la formation palléale des Rhizocéphales typiques ou avec celle des Cirripèdes non parasites. On voit qu'ainsi le sac extérieur du *Chthamalophilus* correspondrait strictement au sac viscéral d'une Sacculine par exemple ; seul le canal mésentérique, qui possède un revêtement chitineux, peut être homologué sans restriction à celui des autres Rhizocéphales.

Enfin, l'extrusion précoce du sac supère du *Chthamalophilus*, alors que l'organogenèse est encore loin d'être achevée, confère au *Chthamalophilus* une autre singularité : rappelons qu'à ce stade, le testicule n'est pas encore développé, que l'ovaire doit encore subir une rotation importante et que le canal mésentérique n'est pas constitué.

Nous venons de montrer qu'à l'intérieur des Rhizocéphales, *Chthamalophilus* apparaît comme un représentant d'un rameau évolutif différent de celui des Rhizocéphales typiques. Il convient donc, maintenant, de le comparer à des genres de Rhizocéphales considérés comme aberrants et dont la position systématique définitive reste incertaine.

Deux d'entre eux, *Mycetomorpha* et *Duplorbis* ne sont malheureusement qu'à peine connus.

On doit à Potts (1912) les seuls renseignements que nous possédions sur *Mycetomorpha vancouverensis*, parasite de *Crangon communis*. L'éclosion des larves a lieu au stade cypris, mais le cycle de développement demeure totalement inconnu ; de toute manière, la structure seule du sac extérieur suffit à écarter l'idée d'une proche parenté de *Mycetomorpha* et de *Chthamalophilus*.

Bien que trois espèces de *Duplorbis* Smith, parasites de Crustacés Isopodes, aient été décrites, l'étude de ce genre demanderait également à être reprise. On ignore tout du développement embryonnaire et bien entendu du cycle biologique de *Duplorbis*, dont l'appartenance même aux Rhizocéphales est parfois mise en doute. Ni Smith sur *D. calathurae*, ni Nierstrasz et Brender à Brandis sur *D. smithi* et *D. ocarina* n'ont pu mettre en évidence de système radiculaire, l'ancrage du parasite se faisant très curieusement par une sorte de pédoncule creusé d'un « canal mésentérique », qui débouche d'une part dans la cavité du manteau, et d'autre part à l'extrémité basale du pédoncule, les modalités d'émission des larves étant incompréhensibles si l'on n'admet pas l'hypothèse d'une chute du parasite. Smith considère l'espèce *calathurae* comme gonochorique, la fécondation étant assurée par des « mâles nains », formations qui sont libres dans la cavité palléale, mais dont la structure détaillée n'a jamais été précisée. L'organisation du sac extérieur des *Duplorbis* est sûrement très éloignée de celle de *Chthamalophilus*, mais l'insuffisance des données relatives à ce genre, peut-être ectoparasite, rend impossible toute comparaison valable avec le parasite des Chthamales.

Le genre *Thompsonia* (= *Thylacoplethus*), dont la connaissance est encore malheureusement entachée de graves lacunes, peut, au contraire des formes précédentes, être utilement rapproché de *Chthamalophilus*.

Les premiers travaux importants sur ce genre, créé par Kossmann en 1872, sont dus à Häfele (1911-1912) qui décrit principalement l'espèce *Thompsonia japonica*, parasite d'un *Pilumnus* sp. D'autres *Thompsonia* ont été trouvées à plusieurs reprises sur des hôtes différents mais appartenant tous aux Crustacés Décapodes, le problème de l'existence de plusieurs espèces, inféodées chacune à un hôte déterminé ou d'une seule espèce vivant sur plusieurs hôtes n'étant pas encore résolu de manière satisfaisante.

Selon Häfele, les larves de *Thompsonia*, qui éclosent directement, comme celles de *Chthamalophilus*, au stade cypris, se développeraient après fixation sur l'hôte, *in situ*, sans subir de modifications très profondes ; cependant, le développement rapide de racines plongeant dans les tissus de l'hôte conférerait au parasite un caractère interne. Les notes de Potts (1914-1915) n'apportent aucune précision sur le cycle de développement.

L'hypothèse de Häfele, insuffisamment étayée, n'a jusqu'ici pu être ni vérifiée, ni infirmée ; il faut cependant remarquer que les très nombreux sacs externes (une centaine à plus d'un millier) appendus à un même hôte rendent cette explication peu convaincante.

En ce qui concerne la structure du sac externe de *Thompsonia*, les conclusions de Häfele ne concordent pas avec celles de Potts. Par exemple, Häfele signalait dès 1911 l'existence d'un testicule pariétal alors que Potts, négligeant cette interprétation, faisait de *Thompsonia* un parasite parthénogénétique ; ce n'est qu'en 1956 que Reinhard et Stewart démontrèrent, dans une courte note, le bien-fondé des vues de Häfele. Le problème de l'existence d'un revêtement cuticulaire interne reste posé.

On ne peut cependant qu'être frappé par la ressemblance de l'organisation des sacs extérieurs de *Chthamalophilus* et de *Thompsonia*. Chez ce dernier genre, on retrouve une disposition juxtapédiculaire de l'ovaire dépourvu d'oviducte, la formation d'un testicule pariétal et la percée très tardive d'un orifice cloacal.

L'absence d'informations biologiques sur le cycle de développement des *Thompsonia* conserve toutefois un caractère conjectural aux hypothèses relatives à une parenté, pourtant bien probable, de *Thompsonia* et de *Chthamalophilus*.

Malgré l'insuffisance des informations qu'avaient pu recueillir Smith sur *Duplorbis*, puis Häfele sur *Thompsonia*, ces auteurs ont été amenés à formuler quelques doutes sur le caractère absolument général du cycle interne, accompagné de migration à l'intérieur de l'hôte, des Rhizocéphales. Sans prendre clairement position sur l'ecto-parasitisme ou l'endoparasitisme de *Duplorbis*, Smith admet, en effet, que le développement de ces parasites ne peut avoir lieu qu'*in situ*.

En ce qui concerne *Thompsonia*, mieux étudié sur un matériel plus riche, Häfele pense qu'en raison de la structure antennulaire des cypris, très différente de celle des cypris de Sacculines, il n'existe pas de stade kentrogone, et que le développement du parasite est fondamentalement externe, le système radiculaire qui pénètre dans les tissus de l'hôte résultant d'un bourgeonnement secondaire.

Il propose en conséquence, dès 1911, de subdiviser les Rhizocéphales en deux « familles », les Kentrogonidae, « qui passent au cours de leur développement par un stade kentrogone et possèdent un développement interne », et les Akentrogonidae, « dépourvus de stade kentrogone et sans développement interne ».

Au cours de la même année 1911, dans un mémoire consacré à l'étude systématique et biologique des Rhizocéphales, Guérin-Ganivet discute et développe la conception de Häfele, qu'il tient pour « judicieuse ». Pour cet auteur (page 89), « rien ne prouve qu'une espèce passant à un moment donné par le stade kentrogone ne restera pas fixée à son hôte au point même où le dard aura perforé les téguments, de sorte qu'on peut fort bien concevoir, *a priori*, qu'il puisse exister certains Rhizocéphales Kentrogonides qui ne passent jamais, au cours de leur évolution, par le stade de Rhizocéphale interne » ; d'autre part, « on peut... affirmer que les Akentrogonides ne peuvent avoir de stade interne à un moment quelconque de leur existence. »

Guérin-Ganivet admet la scission des Rhizocéphales proposée par Häfele, range dans les Akentrogonidae les genres *Thompsonia*, *Thylacoplethus* (alors considéré comme distinct du précédent), et *Duplorbis*, et propose de définir les deux « familles » de Rhizocéphales en fonction des seuls caractères larvaires. Si cette position présentait l'avantage théorique de réserver toutes les possibilités et de conférer aux cadres systématiques suffisamment de souplesse pour que toute nouvelle forme découverte puisse s'y intégrer, elle n'en laissait pas moins subsister de grandes difficultés pratiques en postulant, pour chaque cas litigieux, une connaissance précise de la larve et du cycle de développement.

Ces dernières conditions n'ayant pu être remplies (et ne l'étant toujours pas) pour aucun des genres rangés par Häfele et par Guérin-

Ganivet dans leurs Akentrogonidae, on conçoit que cette subdivision des Rhizocéphales ait pu être interprétée comme une simple vue de l'esprit. Son oubli par les auteurs plus récents est d'autant plus explicable que, depuis 1911, les découvertes de genres nouveaux de Rhizocéphales ont considérablement enrichi les « Kentrogonidae » alors que notre connaissance d'éventuels « Akentrogonidae » demeurerait totalement stagnante. On comprend donc que les classifications actuelles des Rhizocéphales placent simplement des genres comme *Thompsonia* et *Duplorbis* en *incertae sedis*, à côté des Rhizocéphales proprement dits, groupés, à la suite des remarquables travaux de Boschma, en cinq familles dont tous les représentants sont des endoparasites ayant probablement un cycle très voisin de celui de la Sacculine.

La découverte du *Chthamalophilus delagei*, dont la fréquence, dans nos régions, a permis de suivre le cycle de développement, apporte pour la première fois une justification incontestable aux conceptions systématiques de Häfele et de Guérin-Ganivet.

Chthamalophilus est en effet un Rhizocéphale ectoparasite dépourvu de stade kentrogone et dont le développement s'effectue au point même de l'hôte où s'est fixée une cypris.

Une nouvelle réforme de la systématique des Rhizocéphales s'impose donc qui doit faire apparaître le diphylétisme de ce sous-ordre. Afin de respecter la structure actuelle de sa classification, je propose, conformément au schéma donné ci-dessous, de scinder le sous-ordre des Rhizocephala, dont la définition doit être élargie, en deux superfamilles, très inégalement représentées, mais de même importance théorique, les Kentrogonioidea et les Akentrogonioidea.

Sous-ordre des Rhizocephala.

Cirripèdes ectoparasites ou endoparasites de Crustacés. L'éclosion des larves a lieu soit au stade nauplien, soit au stade cypris. La fixation des cypris sur l'hôte est assurée par les antennules larvaires. Au cours de la phase parasitaire, une ontogenèse secondaire entraîne l'apparition et la différenciation d'un nucléus qui représente la première ébauche d'un sac qui deviendra toujours extérieur.

Le corps de l'adulte comprend toujours trois parties : une région interne ou infère assurant l'ancrage du parasite sur son hôte, possédant un rôle trophique, dans laquelle ne s'individualise aucun organe, mais qui est exclusivement constituée par un tissu assimilateur ; une région pédiculée qui émerge de l'hôte et assure la liaison entre la région précédente et le sac extérieur ; un sac extérieur, revêtu d'un tégument chitinogène, ne montrant aucune trace de métamérie, ni d'appendices, ni de tube digestif, renfermant essentiellement les organes reproducteurs et leurs annexes éventuelles, servant à l'incubation des embryons. L'hermaphrodisme vrai, certain dans quelques genres, est discuté pour d'autres. Système nerveux situé dans le sac extérieur, réduit à un ganglion et à quelques nerfs.

I. Super-famille des Kentrogonioidea.

Il paraît inutile de redonner une définition détaillée de cette première super-famille, cette diagnose étant nécessairement identique à celle qui figure dans les traités classiques pour les Rhizocéphales.

Cette super-famille groupe, en effet, la totalité des Rhizocéphales « classiques », c'est-à-dire les cinq familles suivantes : Peltogasteridae Lilljeborg, Sacculinidae Lilljeborg, Lernaediscidae Boschma, Clistosaccidae Boschma, Syllonidae Boschma, dont les caractères essentiels sont l'existence d'une larve kentrogone et d'une phase endoparasitaire. Aucun parasite actuellement connu ne paraît correspondre au cas improbable imaginé par Guérin-Ganivet où une larve kentrogone, perforant les couches cuticulaires de son hôte, respecterait l'épithélium sous-jacent de ce dernier et assurerait ainsi le développement *in situ* de ce Rhizocéphale.

II. Super-famille des Akentrogonioidea.

Les Akentrogonioidea sont caractérisés par leurs cypris dépourvues de dard perforant, par leur ectoparasitisme obligatoire et par leur développement *in situ* sur leur hôte.

Dans l'état actuel de nos connaissances, le genre *Chthamalophilus*, pour lequel il est nécessaire de créer la famille nouvelle des Chthamalphilidae, est le seul représentant indiscutable de cette deuxième super-famille, à laquelle il sera peut-être possible, lorsque de nouveaux travaux auront comblé les lacunes présentes, d'intégrer *Thompsonia*, type probable d'une autre famille nouvelle. Il serait en tout cas vain de chercher, pour l'instant, à préciser la diagnose des Akentrogonioidea ; cette tâche reste soumise au succès de recherches futures, dont on peut espérer d'une part, qu'elles aideront à classer réellement *Mycetomorpha* et *Duplorbis*, parasites remarquables, qui temporairement restent en position d'*incertae sedis*, et d'autre part, qu'elles conduiront à la découverte de genres totalement insoupçonnés jusqu'ici.

Diagnose des Chthamalphilidae

En dehors des caractères généraux des Akentrogonioidea, les Chthamalphilidae se définissent comme suit :

Parasites de Cirripèdes Operculés. La larve éclôt à l'état de cypris dont la vie libre est très brève. Au début de la vie parasitaire, les individus, totalement infères, sont protégés du milieu extérieur par un opercule chitineux.

Lors de son extrusion, le sac extérieur est loin de présenter son organisation définitive, l'ovaire devant subir une rotation de près de 180° et le canal mésentérique n'étant pas individualisé. Le développement d'un testicule pariétal survient également peu après l'extrusion du sac extérieur ; il n'existe pas de canaux déférents. Chez l'adulte, le testicule, détaché de la paroi, se présente sous forme d'îlots spermatogènes qui assurent, pendant toute la durée de la vie de l'animal,

l'autofécondation des pontes successives. Il n'y a ni oviducte, ni glandes collatérales. Le ganglion nerveux est pariétal, le pédicule s'accroît en longueur au cours de la vie du parasite.

Genre unique : *Chthamalophilus* Bocquet-Védrine, 1957, dont la définition correspond à la diagnose précédente.

Espèce unique : *Chthamalophilus delagei* Bocquet-Védrine, 1957, parasite de *Chthamalus stellatus* (Poli).

Résumé

Chthamalophilus delagei est un Rhizocéphale ectoparasite vivant sur le Cirripède Operculé *Chthamalus stellatus* (Poli).

La partie apparente d'un parasite adulte est un sac arrondi ou légèrement oblong, dépigmenté, fixé, en général latéralement, sur la masse viscérale de l'hôte.

Le corps de *Chthamalophilus* adulte comprend, en fait, comme celui de tous les Rhizocéphales, trois régions :

1° une région trophique, homologue des racines des autres Rhizocéphales, mais se présentant sous l'aspect d'une masse globuleuse, incomplètement subdivisée en lobes ; cette région, bien que topographiquement infère par rapport à la surface de l'hôte, demeure constamment externe, l'épithélium du Chthamale étant simplement refoulé au niveau où le parasite est ancré.

2° un pédicule, entouré d'un manchon cuticulaire épais, annelé, soudé à sa base au tégument du Chthamale.

3° un sac extérieur, limité par une cuticule ou, plus souvent, par deux couches cuticulaires distinctes.

Ce sac supère renferme :

— un ovaire, appendu par un mésentère à la paroi du sac, presque à l'opposé du pédicule ;

— une cavité incubatrice non revêtue de chitine, communiquant avec l'extérieur par un canal mésentérique ;

— un ganglion nerveux, situé à proximité de l'orifice cloacal ;

— un testicule constitué par des îlots spermatogènes libres dans la cavité incubatrice.

Le développement embryologique de *Chthamalophilus* est assez voisin de celui des Peltogasteridae. Cependant, il conduit à la formation directe d'une larve cypris ne possédant qu'une paire d'appendices, les antennules, toute trace de pattes thoraciques ayant disparu.

La fixation de la larve sur le Chthamale s'opère après une vie libre brève, et sans qu'il y ait passage par un stade kentrogone.

Les plus jeunes stades parasitaires ne présentent pas de nucléus. Ce dernier apparaît, tout d'abord, sous la forme d'un nodule dont les cellules se disposent ensuite sur un seul rang, entourant un espace qui représente un début de formation de la cavité incubatrice. Une invagination, dans cet espace, de certaines cellules du nucléus est à l'origine de l'ovaire. Il semble que, dès ce moment, les cellules germinales mâles viennent, à la suite d'une migration, tapisser la paroi interne de la future cavité incubatrice.

Pendant toute la durée du développement du nucléus, le parasite reste entièrement infère et logé dans une crypte épithéliale de l'hôte, obturée par un opercule chitineux. A aucun moment n'apparaît de cavité périsomatique.

Lors de l'extrusion du nucléus, l'ovaire occupe une position juxta-pédiculaire dans un sac externe encore complètement clos, le canal mésentérique n'étant pas formé. Les cellules souches, qui sont à l'origine du testicule, n'ont elles-mêmes pas commencé à évoluer.

Le passage de l'état juvénile à l'état adulte est marqué essentiellement : 1° par une rotation de près de 180° de l'ovaire ; 2° par la percée du canal mésentérique ; 3° par le développement et l'évolution du testicule ; 4° par la formation du ganglion nerveux.

C'est à l'orifice interne du canal mésentérique, sur la paroi du sac, que commence à se développer le testicule juvénile bien avant que le cloaque soit ouvert. D'abord d'aspect massif, le testicule se pédiculise peu à peu et se sépare fina-

lement de la paroi. Des cellules nourricières y apparaissent qui entourent bientôt les éléments de la lignée mâle. Finalement, le testicule se disloque en amas spermatogènes séparés les uns des autres, la structure testiculaire de l'adulte étant dès lors acquise.

Chez le *Chthamalophilus* adulte, l'ovaire et le testicule subissent une évolution cyclique qui s'accomplit simultanément et qui a pu être analysée grâce à une sériation des stades du développement embryonnaire qui se poursuit parallèlement dans la cavité incubatrice.

Aussitôt après la ponte, alors que les œufs subissent leurs divisions de maturation, les spermatozoïdes sont encore enfermés dans les îlots testiculaires. Dans l'ovaire, à la place des ovocytes mûrs, se constitue un tissu interstitiel important.

Peu après la fécondation, les îlots testiculaires sont vidés des spermatozoïdes qu'ils contenaient. Cependant, sous les cellules nourricières intactes, des spermatogonies assurent la pérennité des amas spermatogènes.

Pendant que s'effectue la gastrulation des embryons, les spermatogonies se multiplient dans les amas testiculaires, puis se transforment en spermatocytes qui subissent la première division de maturation. Dans le même temps, les cellules interstitielles de l'ovaire se sont histolysées et on observe, à leur place, une plage importante de substance hyaline qui envahit la plus grande partie de l'ovaire.

Chez les individus dont les embryons en incubation présentent déjà des ébauches antennulaires, le vide central des îlots spermatogènes est complètement comblé par des spermatocytes II. Dans l'ovaire, l'enrichissement en vitellus de la ponte en préparation est très avancé ; il s'est fait aux dépens de la substance hyaline qui est alors presque complètement résorbée.

Enfin, pendant que s'achève l'organogenèse embryonnaire, on peut observer la seconde division de maturation dans les îlots spermatogènes. Les ovocytes ont atteint leur taille définitive.

La spermiogenèse n'a lieu que lorsque les cypris sont sur le point d'être expulsés de la cavité incubatrice.

Grâce à l'observation d'individus adultes pendant le temps très court qui s'écoule entre la sortie des cypris rejetées hors de la cavité incubatrice et l'envahissement de cette cavité par la ponte suivante, j'ai pu vérifier que les îlots testiculaires restent enfermés dans la cavité incubatrice. Cette constatation, jointe à l'étude des cycles ovogénétique et spermatogénétique, apporte la preuve irréfutable de l'autofécondation chez *Chthamalophilus*. L'étude de l'ovaire, à ce stade d'ailleurs très rare, permet également de comprendre le mécanisme des pontes successives de *Chthamalophilus* malgré l'absence d'oviducte : avant même que les ovocytes mûrs soient libérés par dégénérescence de l'épithélium ovarique, un épithélium de néoformation se reconstitue entre la région profonde de l'ovaire et la génération des ovocytes sur le point d'être pondus.

Par sa biologie, *Chthamalophilus delagei*, parasite spécifique des Chthamales, diffère sensiblement des Rhizocéphales classiques.

La croissance de son sac extérieur est assurée par des mues successives. Cependant, l'exuviation très retardée explique la présence d'un double revêtement cuticulaire pendant presque toute la durée du cycle.

Lors de chaque cycle de sécrétion de la cuticule du sac extérieur, un nouvel anneau cuticulaire se forme à l'extrémité distale du pédicule. Celui-ci, dont le squelette est permanent, subit une croissance en longueur corrélative des mues du sac extérieur.

Les effets du parasite sur le Chthamale sont simplement d'ordre trophique et mécanique, ce qu'explique aisément l'ectoparasitisme du *Chthamalophilus*. La mue de l'hôte, en particulier, n'est pas inhibée.

La biologie des cypris de *Chthamalophilus*, très passives et dotées d'une vie libre très courte, explique que le parasite ne puisse se maintenir que dans des populations très denses de Chthamales, ces hôtes sessiles assurant vraisemblablement, par les battements de leurs cirres, leur propre infestation.

L'éthologie larvaire et l'absence d'immunisation des Chthamales, corrélative de l'ectoparasitisme du *Chthamalophilus*, expliquent le taux anormalement élevé des infestations multiples et des réinfestations.

Chthamalophilus delagei n'a été rencontré jusqu'ici que dans la région de Roscoff.

La découverte de *Chthamalophilus delagei*, Rhizocéphale externe parasite d'un Cirripède et dépourvu d'un stade kentrogone, oblige à modifier la diagnose et la classification des Rhizocéphales. Je propose de scinder ce sous-ordre en deux super-familles : les Kentrogonoidea, groupant les cinq familles de Rhizocéphales classiques définies jusqu'ici et les Akentrogonoidea qui comportent, pour l'instant, la seule famille des Chthamalophilidae, créée pour recevoir le genre *Chthamalophilus*.

Summary

Chthamalophilus delagei is an ectoparasitic Rhizocephalan living off the Operculate Cirripede *Chthamalus stellatus* (Poli).

The visible part of an adult parasite is a rounded or slightly oblong sack, without pigment, attached, usually laterally, to the visceral mass of the host.

The body of *Chthamalophilus* comprises, as indeed do all Rhizocephala, three regions:

1°) a trophic region, homologous with the roots of the other Rhizocephala, but taking the form of a globulous mass, subdivided incompletely into lobes; this region, though topographically inferior with reference to the surface of the host, remains constantly outside, the epithelium of the *Chthamalus* being simply pushed in to the point at which the parasite is anchored.

2°) a peduncle, surrounded by a thick annulated cuticular casing, joined at its base to the integument of the *Chthamalus*.

3°) an external sack enclosed by a cuticular layer, or, more often, by two distinct layers.

This external sack contains:

— an ovary, suspended from the inner wall of the pouch by a mesentery almost opposite the peduncle.

— a brood pouch not lined with chitin, communicating with the outside by means of a mesenteric canal.

— a nervous ganglion situated close to the cloacal orifice.

— a testicle made up of "spermatogenous islets" floating freely in the brood pouch.

The embryological development of *Chthamalophilus* is quite similar to that of the Peltogasteridae. However it leads directly to the formation of a cypris larva possessing only one pair of appendages, the antennules, there being no further trace of thoracic limbs.

The larva becomes attached to the *Chthamalus* after a short free life without passing through a "kentrogone" stage.

The earliest parasitic stages show no sign of a "nucleus". This appears first of all as a nodule whose cells subsequently arrange themselves in a single line surrounding a space which represents the beginning of the formation of the brood pouch. An invagination of certain cells of the "nucleus" into this space marks the beginning of the formation of the ovary. From this moment on, it seems that the male germ-cells migrate and come to form a covering on the inner wall of the future brood pouch.

During the whole length of the development of the "nucleus", the parasite remains entirely inferior to the surface, resting in an epithelial crypt of the host, sealed off by a chitinous operculum. At no time is there any sign of a perisomatic cavity.

Once the extrusion of the "nucleus" has occurred, the ovary takes up a juxtapeduncular position in an external sack which is still closed, for the mesenteric canal is not yet formed. The cells of the future testicle have not yet themselves begun to evolve.

The passage from juvenile to adult condition is marked essentially: 1°) by the rotation of the ovary through almost 180°; 2°) by the piercing of the mesenteric canal; 3°) by the development and evolution of a testicle; 4°) by the formation of the nervous ganglion.

It is at the internal orifice of the mesenteric canal, on the inner wall of the sack, that the juvenile testicle begins to develop long before the cloaca is open. Bulky in appearance at first, the testicle becomes gradually thinner and thinner in its basal part and shortly after frees itself from the inner wall. Nutritive cells appear around it and soon surround the germinal cells. Finally, the testicle breaks up into separate spermatogenous chambers. From that moment, the testicular structure of the adult is established.

In the adult *Chthamalophilus*, the ovary and the testicle each undergo a cyclic evolution which occurs simultaneously and which it has been possible to analyse because of a seriation of the stages of embryonic development which succeed one another in a parallel way in the brood pouch.

Immediately after the eggs are laid, when the processes of maturation take place, the spermatozoa are still locked inside the testicular islets. In the ovary, an important interstitial tissue is formed.

Shortly after fertilisation, the testicular islets are emptied of the spermatozoa they contained. However, underneath the nutritive cells which are still intact, spermatogonial cells assure the perennality of the spermatogenous clusters.

While gastrulation of the embryos is taking place, the spermatogonial cells divide in the testicular clusters, then give rise to spermatocytes which undergo the first division of maturation. During this period, the interstitial cells of the ovary degenerate and, in their place, one observes an appreciable formation of hyaline substance which floods into the greater part of the ovary.

Among the individuals whose embryos, in the brood pouch, already show rudiments of antennules, the empty central region of the spermatogenous islets is completely filled by secondary spermatocytes. In the ovary, the formation of yolk in the batch of eggs in preparation is at a very advanced stage; it occurs at the expense of the hyaline substance which is then almost completely reabsorbed.

Finally, while the embryonic organogeny is reaching completion, one can observe the second division of maturation in the spermatogenous islets. The ovocytes have grown to their final size.

Spermiogenesis takes place only when the cypris are almost ready to hatch out of the brood pouch.

It has been possible to observe adult parasites, during the very short time which passes between the hatching of the cypris out of the brood pouch and the invasion of the pouch by the following batch of eggs, and to thus verify that the testicular islets remain inside the brood pouch. This observation, taken in conjunction with the study of the ovogenetic and spermatogenetic cycles, provides irrefutable proof of the self-fertilisation of *Chthamalophilus*. The study of the ovary, at this same rare stage, makes possible to understand the mechanism by which successive batches of *Chthamalophilus* eggs are laid, in spite of the absence of an oviduct: even before the ripe ovocytes are set free by the disintegration of the ovarian epithelium, a new epithelium is reconstituted between the bottom of the ovary and the generation of ovocytes about to be laid.

Biologically, *Chthamalophilus delagei*, a specific parasite of *Chthamalus*, differs noticeably from the classic *Rhizocephala*.

The growth of its exterior sack is assured by successive moultings. However, the very late exuviation explains the presence of a double cuticular lining for the duration of the almost complete cycle.

On the completion of each secretory cycle of the cuticle of the exterior sack, a new cuticular ring forms at the distal end of the peduncle. The peduncle, whose exoskeleton is permanent, grows in length according to the moultings of the exterior sack.

The effects of the parasite on *Chthamalus* are simply trophic and mechanical; this may be easily explained on account of the ectoparasitism of *Chthamalophilus*. The moulting of the host, in particular, is not in any way inhibited.

The biology of the cypris of *Chthamalophilus*, which are passive and have a very short free life, explains why the parasite can only exist in very dense populations of *Chthamalus*, it being highly probable that these sessile hosts bring about their own infestation through the beating of their cirri.

The larval ethology and the absence of immunization among *Chthamalus*, correlative of the ectoparasitism of *Chthamalophilus*, explain the abnormally high rate of multiple infestations and reinfestations.

Chthamalophilus delagei has, hitherto, been found in the district of Roscoff only.

The discovery of *Chthamalophilus delagei*, an external *Rhizocephalan*, a parasite on a Cirriped, without a kentrogone stage, obliges us to modify the diagnosis and classification of the *Rhizocephala*. I suggest splitting this suborder into two super-families: the Kentrogonoidea, classifying together the five families of the classic *Rhizocephala* as defined hitherto, and the Akentrogonoidea which include, for the moment, the single family of the *Chthamalophilidae*, specially created to make room for the genus *Chthamalophilus*.

Zusammenfassung.

Chthamalophilus delagei ist ein auf dem operculaten Rankenfüsser *Chthamalus stellatus* (Poli) lebender ektoparasitärer Wurzelkrebs.

Der sichtbare Teil eines adulten Parasiten ist ein rundlicher oder etwas länglicher, farbloser Sack, der meistens seitlich auf der visceralen Masse des Wirtes fixiert ist.

Der Körper eines adulten *Chthamalophilus* umfasst in Wirklichkeit, wie derjenige aller Rhizocephalen, drei Regionen :

1. eine trophische Region, die den Wurzeln der andern Rhizocephalen homolog ist, sich aber in Form einer kugeligen Masse präsentiert, die unvollständig in Lappen unterteilt ist. Diese Region bleibt dauernd extern, obwohl sie topographisch tiefer liegt als die Oberfläche des Wirtes, da das Epithelium von *Chthamalus* einfach bis zum Niveau zurückgedrängt wird, auf dem der Parasit verankert ist.

2. ein von einem dicken cuticulären Schaft umgebener, geringelter Stiel, der an der Basis auf dem Tegument des *Chthamalus* fest sitzt.

3. ein von einem Cuticulum, oder meistens zwei distinkten cuticulären Schichten begrenzter äusserlicher Sack.

Dieser hervorstehende Sack umfasst :

— ein durch ein Mesenterium ungefähr in der dem Stiel gegenüberliegenden Region an der Wand des Sacks aufgehängtes Ovarium.

— eine nicht von Chitin bedeckte Bruthöhle, die nach aussen durch einen Mesenterialkanal in Verbindung steht.

— ein nahe bei der Kloakenöffnung gelegenes Nervenganglion.

— ein aus frei in der Bruthöhle liegenden spermatogenen Inseln gebildeter Hoden.

Die Embryonalentwicklung von *Chthamalophilus* ist ähnlich wie diejenige der Peltogasteriden. Immerhin führt sie direkt zu der Bildung einer Cyprislarve, die nur ein Paar von Anhängen, die Antennchen, besitzt, und bei der jede Spur von Thorakalfüssen verschwunden ist.

Die Fixierung der Larve auf dem *Chthamalus* erfolgt nach einer kurzen Periode des Freilebens und ohne Uebergang durch ein kentrogones Stadium.

Die jüngsten parasitären Stadien haben keinen Nucleus. Dieser letztere erscheint vorerst in Form eines Knotens, dessen Zellen sich dann in einer einzigen Reihe anordnen, die einen Raum umspannen, der den Anfang der Bildung der Bruthöhle darstellt. Eine aus bestimmten Zellen des Nucleus gebildete Einstülpung ist der Ursprung des Ovars. Es scheint, dass die männlichen Keimzellen nach einer Migration schon in diesem Stadium die innere Wand der künftigen Bruthöhle auskleiden.

Während der ganzen Entwicklungsdauer des Nucleus, bleibt der Parasit eingetaucht in einer Epithelialeinbuchtung des Wirtes, die durch einen chitinosen Deckel verschlossen ist. Es erscheint niemals eine perisomatische Höhle.

Bei der Ausstülpung des Nucleus liegt das Ovar in einer juxtapediculären Position in einem vollständig geschlossenen, äusseren Sack : der Mesenterialkanal ist noch nicht gebildet. Die den Hoden bildenden Stammzellen haben ihre Entwicklung noch nicht begonnen.

Der Uebergang vom juvenilen zum Adultzustand ist hauptsächlich gekennzeichnet durch :

1. eine Rotation des Ovars von fast 180° ; 2. die Oeffnung des Mesenterialkanals ; 3. die Hodenentwicklung ; 4. die Bildung des Nervenganglions.

Der juvenile Hoden beginnt sich an der inneren Mündung des Mesenterialkanals, auf der Wandung des Sacks, zu entwickeln, lange bevor die Kloake sich öffnet. Der Hoden hat vorerst einen massiven Aspekt, bildet dann nach und nach einen Stiel aus und löst sich schliesslich von der Wand. Es erscheinen Nährzellen, die bald die Elemente der männlichen Linie umgeben. Schliesslich teilt sich der Hoden in spermatogene Anhäufungen auf, die von einander getrennt sind, womit die adulte Hodenstruktur erreicht ist.

Beim adulten *Chthamalophilus* durchlaufen Ovar und Hoden eine zyklische Entwicklung, die sich gleichzeitig erfüllt und die dank einer Seriation der Stadien der Embryonalentwicklung, die gleichzeitig in der Bruthöhle vor sich geht, analysiert werden konnte.

Unmittelbar nach der Eiablage, wenn die Eier ihre Reifeteilung durchmachen, sind die Spermatozoiden noch in den Hodeninseln eingeschlossen. Im Ovar bildet sich anstelle der reifen Ovocyten in beträchtlicher Masse ein interstitielles Gewebe.

Kurz nach der Befruchtung werden die Spermatozoiden, die sich in den Hodeninseln befanden, entleert. Die Spermatogonien, die sich unter den unveränderten Nährzellen befinden, sichern die Fortdauer der spermatogenen Anhäufungen.

Während der Gastrulation der Embryonen, vermehren sich die Spermatogonien in den Hodenanhäufungen und verwandeln sich dann in Spermatocyten, die die erste Reifeteilung durchmachen. Gleichzeitig werden die interstitiellen Zellen des Ovars histolysiert und man sieht an ihrer Stelle eine grosse Fläche hyaliner Substanz, die den grössten Teil des Ovars einnimmt.

Bei den Individuen, deren in Bebrütung befindliche Embryonen schon Antennenanlagen aufweisen, ist die zentrale Höhle der spermatogenen Inseln völlig mit Spermatocyten II ausgefüllt. Im Ovar ist die Dotteranreicherung der in Vorbereitung befindlichen Eiablage schon weit vorgeschritten; sie geschieht auf Kosten der hyalinen Substanz, die nun fast völlig resorbiert ist.

Während die embryonale Organogenese sich vollendet, beobachtet man in den spermatogenen Inseln die zweite Reifeteilung. Die Ovocyten haben ihre definitive Grösse erreicht.

Die Samenbildung erfolgt erst, wenn die Cyprisstadien so weit entwickelt sind, dass sie aus der Bruthöhle ausgestossen werden können.

Dank der Beobachtung adulter Individuen während des sehr kurzen Zeitraumes, der zwischen dem Austreten der Cyprisstadien, die aus der Bruthöhle herausgeschleudert werden, und der Anfüllung dieser Bruthöhle mit der folgenden Brut abläuft, habe ich nachweisen können, dass die Hodeninseln in der Bruthöhle eingeschlossen bleiben. Diese Feststellung bringt, zusammen mit dem Studium der Zyklen der Ovogenese und der Spermatogenese, den unwiderlegbaren Beweis für die Selbstbefruchtung bei *Chthamalophilus*. Das Studium des Ovars in diesem seltenen Stadium ermöglicht es, den Mechanismus der aufeinanderfolgenden Eiablagen bei *Chthamalophilus* trotz der Abwesenheit eines Oviduktes zu begreifen: es bildet sich zwischen den tiefer gelegenen Regionen des Ovars und den Ovocyten, die zur Eiablage bereit sind, ein neues Epithelium, noch bevor die reifen Ovocyten durch Degeneration des Ovaryepitheliums frei werden.

Chthamalophilus delagei, ein spezifischer Parasit der Chthamalen, unterscheidet sich durch seine Biologie deutlich von den klassischen Rhizocephalen.

Das Wachstum seines äusseren Sacks erfolgt durch aufeinanderfolgende Häutungen. Die sehr spät erfolgende Häutung erklärt das Vorhandensein eines doppelten cuticulären Überzuges fast während der ganzen Dauer des Zyklus.

Während jedem Sekretionszyklus des Cuticulums des äusseren Sacks bildet sich am distalen Ende des Stiels ein neuer Cuticularring.

Der Stiel, dessen Skelett permanent ist, zeigt ein mit den Häutungen des äusseren Sacks korrelatives Längenwachstum.

Die Wirkungen des Parasiten auf *Chthamalus* sind trophischer und mechanischer Natur, was durch den Ektoparasitismus von *Chthamalophilus* leicht erklärt ist. So wird insbesondere die Häutung des Wirtes nicht inhibiert.

Die Biologie der Cyprisstadien von *Chthamalophilus*, die sehr passiv und nur während kurzer Zeit freilebend sind, macht es verständlich, dass der Parasit sich nur in sehr dichten Populationen von *Chthamalus* halten kann, da die sessilen Wirtstiere wahrscheinlich die Parasitierung selber durch das Schlagen ihrer Cirren bewirken.

Die Ethologie der Larven und das Fehlen einer Immunisation des Chthamalen in Korrelation mit dem Ektoparasitismus von *Chthamalophilus* erklären den anormal hohen Prozentsatz von Fällen multipler und wiederholter Parasitierung.

Chthamalophilus delagei ist bis jetzt nur in der Gegend von Roscoff gefunden worden.

Die Entdeckung von *Chthamalophilus delagei*, eines externen Rhizocephalen, Parasit eines Cirripeden, ohne kentrogones Stadium, erfordert eine Aenderung der Diagnose und der Klassifikation der Rhizocephalen. Ich schlage vor, diese Unterordnung in zwei Superfamilien aufzuspalten: die Kentrogonoidea, welche die fünf Familien der klassischen Rhizocephalen umfasst, so wie sie bisher definiert wurden, und die Akentrogonoidea, welche bis jetzt nur die einzige Familie der Chthamalophilidae einschliesst, die geschaffen wurde, um die Gattung *Chthamalophilus* aufzunehmen.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ABRIC, P., 1904. — Les premiers stades du développement de la Sacculine. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 139, pp. 430-432.
- BENEDEN, E. VAN, 1869. — Sur le mode de formation de l'œuf et le développement embryonnaire des Sacculines. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 69, pp. 1146-1152.
- BENEDEN, E. VAN, 1870. — Recherches sur l'embryogénie des Crustacés. II. Développement de l'œuf et de l'embryon des Sacculines (*Sacculina carcini*, Thoms.). *Bull. Acad. Méd. Belgique*, 2^e série, XXIX, pp. 99-112 et p. 599.
- BOCQUET, C., GUILLET, J., et STOCK, J.H., 1958. — Sur le développement des expansions aliformes du Copépode *Nicothoe astaci* Audouin et Milne-Edwards. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 246, pp. 836-839.
- BOCQUET-VÉDRINE, J., 1957. — *Chthamalophilus delagei* nov. gen., nov. sp., Rhizocephale nouveau parasite de *Chthamalus stellatus*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 244, pp. 1545-1548.
- BOCQUET-VÉDRINE, J., 1958a. — Sur l'organisation de *Chthamalophilus delagei* J. Bocquet (Crustacé Rhizocephale). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 246, pp. 484-486.
- BOCQUET-VÉDRINE, J., 1958b. — Ecto-parasitisme et absence de migration chez *Chthamalophilus delagei* J. Bocquet-Védrine, Cirripède parasite des Chthamales. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 247, pp. 2440-2442.
- BOCQUET-VÉDRINE, J., 1960. — Premiers stades de segmentation de l'œuf de *Chthamalophilus delagei* J. Bocquet-Védrine (Crustacé Rhizocephale). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 250, pp. 1557-1559.
- BOSCHMA, H., 1928. — Rhizocephala of the North Atlantic Region *Danish-Ingolf Exp., Copenhagen*, III, pp. 1-49.
- BOSCHMA, H., 1931. — Die Rhizocephalen der « Siboga »-Expedition. Supplément. *Siboga-Expeditie*, 31 bis, pp. 1-67.
- BOSCHMA, H., 1948. — The orientation of the Sacculinidae (Crustacea Rhizocephala) in respect to their hosts. *Zool. Mededeelingen*, D1. XXIX, pp. 302-305.
- BRUNTZ, L., 1902. — L'excrétion chez les Cirripèdes. *C.R. Acad. Sc.*, 135, pp. 987-988.
- BRUNTZ, L., 1904. — Contributions à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. *Arch. Biol.*, 20, pp. 217-422.
- CAROLI, E., 1928. — La presenza del genere *Thompsonia* Kossmann nel golfo di Napoli. *Arch. Zool. Ital.*, 13, pp. 493-498.
- CAVOLINI, F., 1787. — Sulla generazione dei pesci e dei granchi. *Naples*, in-4°.
- COUTIÈRE, H., 1902a. — Sur un nouveau type de Rhizocephale, parasite des Alpheidae. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 134, pp. 913-915 ; *C.R. Soc. Biol.*, 54, pp. 447-449 ; (deuxième note), *C.R. Soc. Biol.*, 54, pp. 625-626.
- COUTIÈRE, H., 1902b. — Sur un nouveau type de Rhizocephale grégaire, parasite des Alpheidae. Troisième note. *C.R. Soc. Biol.*, 54, pp. 724-725.
- COUTIÈRE, H., 1902c. — Sur la morphologie interne du genre *Thylacoplethus*, parasite grégaire des Alpheidae. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 134, pp. 1452-1453.
- DELAGE, Y., 1883a. — Sur l'anatomie et la physiologie de la Sacculine à l'état adulte. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 97, pp. 961-964.
- DELAGE, Y., 1883b. — Sur la Sacculine interne, nouveau stade du développement de la *Sacculina carcini*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 97, pp. 1012-1014.
- DELAGE, Y., 1883c. — Sur l'embryogénie de la *Sacculina carcini*, Crustacé endoparasite de l'ordre nouveau des Kentrogonides. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 97, pp. 1145-1148.
- DELAGE, Y., 1883-1884a. — Note sur la Sacculine. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 3^e série, VIII, pp. 17-24.
- DELAGE, Y., 1884b. — Evolution de la Sacculine (*Sacculina carcini* Thoms.), Crustacé endoparasite de l'ordre nouveau des Kentrogonides. *Arch. Zool. exp. gén.*, 2^e série, II, pp. 417-736, 9 Pl.
- DELAGE, Y., 1885. — De l'existence d'un système nerveux chez le *Peltogaster*. Contribution à l'histoire des Kentrogonides. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 100, pp. 1010-1012.
- DELAGE, Y., 1886a. — Sur la Sacculine. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 102, pp. 1336-1338.
- DELAGE, Y., 1886b. — Sur le système nerveux et sur quelques autres points de l'organisation du *Peltogaster* (Rathke). Contribution à l'ordre des Kentrogonides. *Arch. Zool. exp. gén.*, 2^e série, III, pp. 17-36.

- DELAGE, Y., 1889. — Réponse à M. Giard. *Rev. Biol. Nord de la France*, 1, p. 99.
- DELAGE, Y., 1900. — La question de la Sacculine. *Bull. Soc. Zool. France*, 25, pp. 72-73.
- DELAGE, Y., 1902. — Observation à propos des injections physiologiques. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 135, pp. 936.
- DORNESCO, G.T., et FISCHER-PIETTE, E., 1931. — Données cytologiques sur les « racines » de la Sacculine, Crustacé parasite. *Bull. Histol. Appl.*, 8, pp. 213-221.
- DRACH, P., 1939. — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Ann. Inst. Océan.*, XIX, fasc. 3, pp. 103-391, 6 Pl.
- DRACH, P., 1944. — Etude préliminaire sur le cycle d'intermue et son conditionnement hormonal chez *Leander serratus* (Pennant). *Bull. Biol. France-Belgique*, 78, pp. 40-62.
- DUBOSQ, O., 1901. — Sur l'évolution du testicule chez la Sacculine. *Arch. Zool. exp. gén.*, 3^e série, 9, Notes et revue, pp. XVII-XXIX.
- FISCHER, E., 1927a. — Sur le tissu constituant les « racines » endoparasitaires de la Sacculine. *C.R. Soc. Biol.*, 96, pp. 329-330.
- FISCHER, E., 1927b. — Connections tissulaires intimes entre la *Sacculina* et le crabe qu'elle parasite. Les follicules lagéniformes. *C.R. Soc. Biol.*, 97, pp. 203-205.
- GIARD, A., 1873. — Sur les Cirripèdes rhizocéphales. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 77, pp. 945-948.
- GIARD, A., 1874a. — Sur l'embryologie des Rhizocéphales. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 79, pp. 44-46.
- GIARD, A., 1874b. — Sur l'éthologie de la *Sacculina carcini*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 79, pp. 241-243.
- GIARD, A., 1878. — On the Nauplius and Pupa Stage of Suctoria. *Ann. Nat. Hist.*, 5^e série, II, pp. 233-234.
- GIARD, A., 1886a. — Sur l'orientation de *Sacculina carcini*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 102, pp. 1082-1085.
- GIARD, A., 1886b. — De l'influence de certains parasites rhizocéphales sur les caractères sexuels extérieurs de leur hôte. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 103, pp. 84-86.
- GIARD, A., 1888. — Analyse critique de description de *Sylon challengerii*, n.sp., par le Dr. P.P.C. Hoek. *Bull. Soc. France-Belgique*, 3^e série, I, pp. 433-437.
- GIARD, A., 1891. — Observations sur les notes précédentes (Traduction des Travaux de Fowler 1890 et Norman 1887, pp. 80-96). *Bull. Soc. France-Belgique*, XXIII, pp. 96-99.
- GLENN-RICHARDS, A., 1951. — The integument of Arthropods. Un. of Minnesota Press, Minneapolis, pp. 1-411.
- GRASSÉ, P.P., et TUZET, O., 1928. — Le spermatozoïde de la Balane, *Balanus perforatus* Brug. *C.R. Soc. Biol.*, 99, pp. 1543-1545.
- GRASSÉ, P.P., et TUZET, O., 1932. — Recherches sur la spermatogenèse de *Balanus perforatus* Brug. *Arch. Zool. exp. gén.*, 73, pp. 9-21.
- GUÉRIN-GANIVET, J., 1911. — Contribution à l'étude systématique et biologique des Rhizocéphales. *Trav. Sci. Lab. Zool. Physiol. mar. Concarneau*, 3, pp. 1-97.
- HÄFELE, F., 1911. — Notizen über phylogenetisch interessante Rhizocephalen. *Zool. Anz.*, 38, pp. 180-185.
- HÄFELE, F., 1912. — Anatomie und Entwicklung eines neuen Rhizocephalen *Thompsonia japonica*. Beiträge zur Naturgesch. Ostasiens, hrsg. von F. Doflein. *Abh. math.-phys. Kl. K. Bayer. Akad. Wiss.*, II. Suppl.-Bd., 7. Abh., pp. 1-25, 2 Pl.
- ICHIKAWA, A., et YANAGIMACHI, R., 1958. — Studies on the sexual organization of the Rhizocephala. I. The nature of the « testes » of *Peltogasterella socialis* Krüger. *Annot. Zool. Japon*, 31, pp. 82-96.
- ICHIKAWA, A., et YANAGIMACHI, R., 1960. — Studies on the sexual organization of the Rhizocephala. II. The reproductive function of the larval (cypris) males of *Peltogaster* and *Sacculina*. *Annot. Zool. Japon*, 33, pp. 42-56.
- KAMPEN, P.N. VAN, et BOSCHMA, H., 1925. — Die Rhizocephalen der Siboga-Expedition. *Siboga-Expedition Monogr.*, 31 b, pp. 1-62, 3 Pl.
- KOLLMANN, M., 1909. — Remarques sur quelques Rhizocéphales et spécialement sur *Lernaeodiscus*. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 9^e série, 10, pp. 255-273.
- KOSSMANN, R., 1872-1873. — Beiträge zur Anatomie der schmarotzenden Rankenfüsser. *Arb. Zool. Inst. Würzburg*, 1, pp. 97-137, 3 Pl.
- KOSSMANN, R., 1874. — Suctoria und Lepadidae. Untersuchungen über die durch Parasitismus hervorgerufenen Umbildungen in der Familie der Pedunculata. *Arb. Zool. Inst. Würzburg*, 1, pp. 179-207, 2 Pl.

- KRÜGER, P., 1912. — Über ostasiatische Rhizocephalen. Beiträge Naturgesch. Ostasiens, hrsg. von F. Doflein. *Abh. math.-phys. Kl. K. Bayer. Akad. Wiss.*, II. Suppl.-Bd, 8. Abh., pp. 1-8, 3 Pl.
- KRÜGER, P., 1940. — Dr. H.G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. *Cirripedia*, pp. 1-560.
- LENEL, R., 1954. — Sur l'absorption des pigments caroténoïdes du crabe *Carcinus maenas* Pennant par son parasite *Sacculina carcini* Thompson. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 238, pp. 948-949.
- LILLJEBORG, W., 1861a. — Les genres *Liriope* et *Peltogaster* H. Rathke. *Nov. Acta Reg. Soc. Sci. Upsal.*, 3^e série, 3, pp. 1-35, 3 Pl.
- LILLJEBORG, W., 1861b. — Supplément au mémoire sur les genres *Liriope* et *Peltogaster* H. Rathke. *Nov. Acta Reg. Soc. Sci. Upsal.*, 3^e série, 3, pp. 73-102, 4 Pl.
- MÜLLER, F., 1862. — Die Rhizocephalen, eine neue Gruppe schmarotzender Kruster. *Arch. Naturg.*, 28, pp. 1-9, 1 Pl.
- NIERSTRASZ, H.F., et BRENDER à BRANDIS, G.A., 1923. — Die Isopoden der Siboga-Expedition. II. Isopoda genuina. I. Epicaridea. *Siboga-Expedition Monogr.*, 32 b, pp. 53-122, 6 Pl.
- NIERSTRASZ, H.F., et BRENDER à BRANDIS, G.A., 1930. — Three new genera and five new species of parasitic Crustacea. *Proc. U.S. Mus.*, 77, pp. 6-15.
- NILSSON-CANTELL, C.A., 1921. — Cirripeden-Studien. Zur Kenntnis der Biologie, Anatomie und Systematik dieser Gruppe. *Zool. Bidr. Uppsala*, 7, pp. 75-390, 3 Pl.
- PÉREZ, C., 1928a. — Sur le cycle évolutif des Rhizocéphales du genre *Chlorogaster*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 187, pp. 771-774.
- PÉREZ, C., et BASSE, E., 1928b. — Sur un monstre double de Sacculine. *Bull. Soc. Zool. France*, 53, pp. 139-145.
- PÉREZ, C., 1930. — Sur l'ovogénèse chez les Rhizocéphales du genre *Chlorogaster*. *C.R. Soc. Biol.*, 104, pp. 1273-1275.
- PÉREZ, C., 1931a. — Sur les racines des Rhizocéphales parasites des Pagures. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 192, pp. 769-772.
- PÉREZ, C., 1931b. — Statistique d'infestation des *Pagurus* par les *Chlorogaster*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 192, pp. 1274-1276.
- PÉREZ, C., 1931c. — Remplacement successif des sacs viscéraux chez les *Chlorogaster*, Rhizocéphales des Pagures. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 192, pp. 1753-1755.
- PÉREZ, C., 1932. — Sur les racines des Rhizocéphales parasites des Pagures. *Arch. Zool. Ital.*, 16, pp. 1315-1318.
- PÉREZ, C., 1935a. — Titres et travaux scientifiques ; fasc. II. Hermann et Cie, Edit., pp. 112-260.
- PÉREZ, C., 1935b. — Sort des racines du *Peltogaster* après la chute du sac viscéral. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 201, pp. 286-288.
- PÉREZ, C., 1937. — Sur les racines des Rhizocéphales. XII^e Congrès Int. Zool., Lisbonne, C.R. III, pp. 1555-1563.
- PÉREZ, C., 1941. — Recherches sur les Rhizocéphales. I. Rameau récurrent et formations ovariennes des racines chez le « *Peltogaster paguri* ». *Mém. Acad. Sc.*, 65, pp. 1-29, 13 Pl.
- POTTS, F.A., 1912. — *Mycetomorpha*, a new Rhizocephalan. *Zool. Jahrb., Syst.*, 33, pp. 575-594, 2 Pl.
- POTTS, F.A., 1914. — *Thompsonia*, a little known Crustacean Parasite (Preliminary note). *Proc. Cambridge Phil. Soc.*, 17, pp. 453-459.
- POTTS, F.A., 1915. — On the Rhizocephalan genus *Thompsonia* and its relations to the evolution of the group. *Carnegie Inst. Pap. Dept. Mar. Biol.*, 8, pp. 1-32, 2 Pl.
- RAMULT, M., 1935. — Observations on the embryonic and larval development in *Sacculina* in changed osmotic conditions of medium. *Bull. Intern. Acad. Polon.*, 2, pp. 87-109.
- REINHARD, E., 1942. — The reproductive role of the complemental males of *Peltogaster*. *J. Morph.*, 70, pp. 389-402.
- REINHARD, E., et STEWART, T., 1956. — The hermaphroditic nature of *Thompsonia* (Crustacea Rhizocephala) with the description of *Thompsonia cubensis*, n. sp. *Proc. Helminth. Soc. Wash.*, 23, pp. 162-168.
- REVERBERI, G., 1942. — Annotazioni biologiche sulla *Parthenopea subterranea* Kossmann e sulla *Thompsonia mediterranea* Caroli e dati sulla modificazioni dei caratteri sessuali prodotte da parassiti sui loro ospiti. *Pub. Staz. Zool. Napoli*, 19, pp. 89-102.
- SHIRASE, S., et YANAGIMACHI, R., 1957. — The early development of *Peltogasterella socialis* Krüger (a Rhizocephalan). *Zool. Mag. Tokyo*, 66, pp. 253-257.

- SMITH, G., 1906. — Rhizocephala. *Fauna u. Flora des Golfes von Neapel*, 29. Monogr., pp. 1-123, 8 Pl.
- VEILLET, A., 1943. — Note sur le dimorphisme des larves de *Lernaeodiscus galathea* Norman et Scott et sur la nature des « mâles larvaires » des Rhizocéphales. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 841, pp. 1-4.
- VEILLET, A., 1945. — Recherches sur le parasitisme des Crabes et des Galathées par les Rhizocéphales et les Epicarides. *Ann. Inst. Océanogr.*, 22, pp. 193-341.
- YANAGIMACHI, R., 1961a. — Studies on the sexual organization of the Rhizocephala. III. The mode of sex-determination in *Peltogasterella*. *Biol. Bull.*, 120, pp. 272-283.
- YANAGIMACHI, R., 1961b. — Life-cycle of *Peltogasterella*. *Crustaceana*, 2, pp. 183-186.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

Croissance des Cirripèdes Thoraciques

Vu et approuvé :

Paris, le 4 janvier 1962.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,
M. ZAMANSKY.

Vu

et Permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie
de Paris,
Jean ROCHE.

